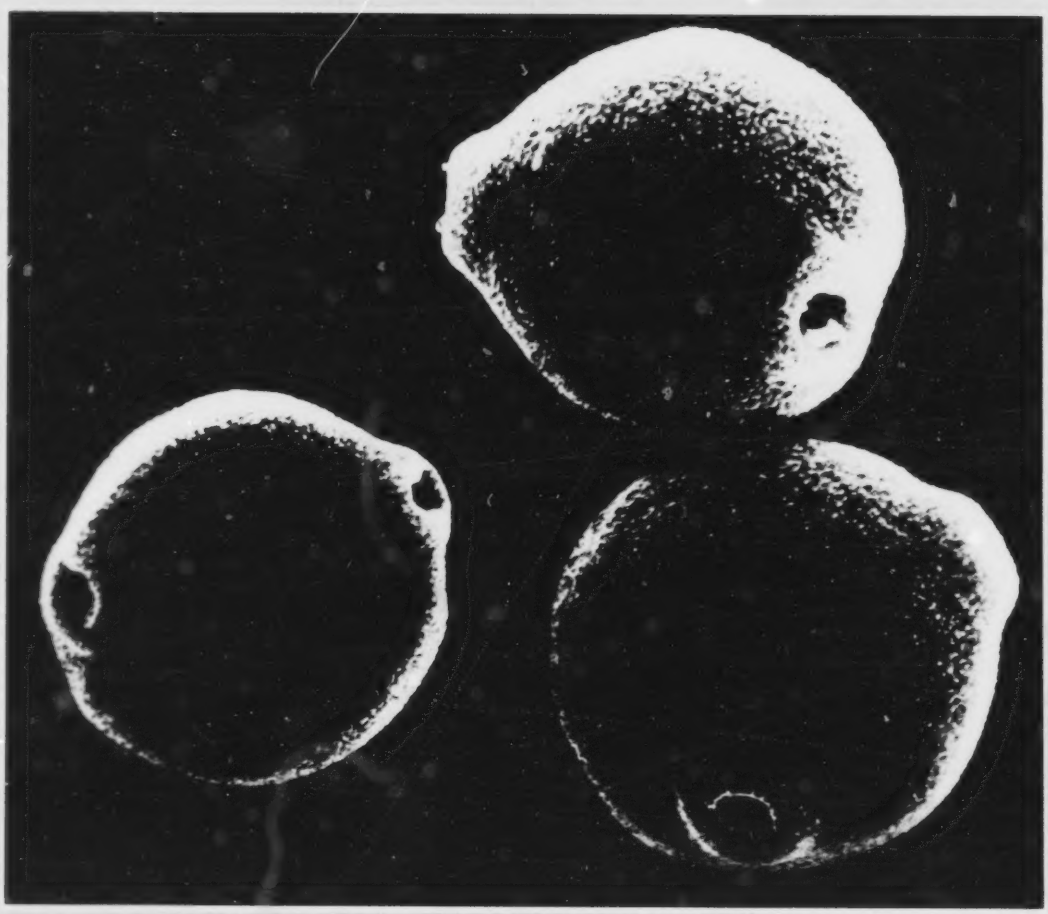
Government of Canada / Gouvernement du Canada
Canadian Forestry Service / Service canadien des forêts

Production de semences forestières

J. N. Owens et M. D. Blake

Rapport d'information PI-X-53F
Institut forestier national de Petawawa



87-03779/

INSTITUT FORESTIER NATIONAL DE PETAWAWA

Le mandat de l'Institut forestier national de Petawawa, comme celui des autres établissements du Service canadien des forêts, est de promouvoir une meilleure gestion et une utilisation plus rationnelle des ressources forestières du Canada, pour le bien économique et social de tous les Canadiens. Les objectifs des activités des programmes menés à l'institut appuient ce mandat à travers la découverte, le développement, la démonstration, l'application et le transfert des innovations. En tant qu'institut national, il doit s'attacher à des problèmes qui débordent le cadre régional ou qui nécessistent des compétences particulières de même qu'un équipement non disponible aux installations régionales du Service canadien des forêts. La plupart du temps, ses recherches sont effectuées en étroite collaboration avec le personnel des centres régionaux ou des services forestiers des provinces. Les projets de recherche et les services techniques de l'institut sont regroupés sous six principales activités:

GÉNÉTIQUE FORESTIÈRE ET BIOTECHNOLOGIE – Ce programme encadre des projets sur la génétique forestière, la microbiologie, la micropropagation, la génétique moléculaire et la recherche sur les semences. Il comprend également les services à la clientèle et la banque de semences du Centre national de semences forestières. Ce centre existe depuis longtemps et est lié à plusieurs organismes internationaux.

SYSTÈMES D'AMÉNAGEMENT FORESTIER – Ce programme intègre en recherche et développement, des projets sur les incendies de forêt, la télédétection, la météorologie, la modélisation, la croissance et la récolte, et le RIMA. Il permet ainsi l'élaboration et la démonstration de systèmes d'aménagement forestier.

STATISTIQUES NATIONALES SUR LA RESSOURCE FORESTIÈRE – Communément appelé FORSTATS, ce programme assure la coordination de l'acquisition, de la normalisation et de la publication de statistiques nationales sur les forêts du Canada. Il est aussi chargé de répondre aux demandes de renseignements de la clientèle.

SYSTÈMES DE DONNÉES FORESTIÈRES – Ce programme fournit la compétence et les systèmes informatisés nécessaires à la gestion des données acquises dans le cadre de FORSTATS et des projets de recherche à l'IFNP. Il comprend en outre un service de consultation en informatique pour les hauts fonctionnaires du SCF.

COMMUNICATIONS – Ce programme regroupe les activités de la bibliothèque et des projets touchant la sensibilisation du public, l'information, la rédaction-révision et les publications. L'institut reçoit plus de 20 000 visiteurs chaque année. Le Centre d'accueil, des visites autoguidées et un programme éducatif complet sont ouverts à tous. C'est à l'IFNP que l'on trouve l'entrepôt national de toutes les publications scientifiques du SCF.

LA FORÊT EXPÉRIMENTALE – Outre des peuplements naturels où l'on applique divers traitements dans le cadre de projets de recherche en sylviculture, la Forêt de Petawawa, mesurant 98 km^2, comprend de vastes superficies de plantations âgées de plus de 60 ans. Ces plantations expérimentales permettent d'obtenir des données sur la croissance et la récolte à la suite d'expériences de culture. Elles fournissent du matériel génétique dont le lignage est répertorié, et se révèlent de plus en plus utiles pour les études sur la micropropagation et la génétique moléculaire. La forêt permet également de mettre à l'essai des stratégies d'aménagement forestier à court et à long terme.

Page couverture: Photomicrographie de graines de pollen de Betula.

PRODUCTION DE SEMENCES FORESTIÈRES

REVUE BIBLIOGRAPHIQUE ET SUGGESTIONS DE RECHERCHE

Rapport d'information PI-X-53F

J.N. Owens et M.D. Blake

Département de biologie, Université de Victoria,
Victoria (Colombie-Britannique)

Institut forestier national de Petawawa
Service canadien des forêts
1986

©Ministre des Approvisionnements et Services Canada, 1986
Catalogue n° Fo46-11/53-1986F
ISSN 0228-0736
ISBN 0-662-93939-5

Des exemplaires de cette publication peuvent être obtenus à l'adresse suivante:

Centre d'information technique et de distribution
Institut forestier national de Petawawa
Service canadien des forêts
Chalk River (Ontario)
K0J 1J0

Téléphone: (613) 589-2880

English copies of this publication can be obtained under the title **Forest Tree Seed Production.**

RÉSUMÉ

Cette revue décrit les processus de reproduction chez les conifères et feuillus d'importance économique dans la zone tempérée de l'hémisphère nord. Tous ceux qui s'intéressent à la production de semences y trouveront l'information essentielle de base. Les sujets, traités dans un cadre de développement, sont: (1) la variation des cycles reproductifs; (2) les temps et patrons de l'initiation florale; (3) les facteurs du milieu influençant l'initiation florale; (4) l'induction et l'accroissement floraux; (5) le pollen et la pollinisation; (6) le développement et la fertilisation des gamétophytes; (7) le développement des semences. L'examen de la physiologie et de l'écologie de ces processus s'accompagne, lorsque possible, d'une discussion des techniques culturales et physiologiques ainsi que des modes d'aménagement qui se sont révélés capables d'influencer la production de semences. Chaque chapitre se termine par un résumé suivi des recommandations sur la recherche à faire.

ABSTRACT

This review describes the reproductive processes of most economically important north temperate conifer and hardwood species. It contains essential background information needed by everyone concerned with seed production. The following topics are covered within a developmental framework: (1) variation in reproductive cycles; (2) times and patterns of floral initiation; (3) environmental factors affecting floral initiation; (4) floral induction and enhancement; (5) pollen and pollination; (6) gametophyte development and fertilization; and, (7) seed development. The physiology and ecology of these processes are examined and where possible cultural, physiological, and management techniques which have been shown to affect seed production are also discussed. A summary, and recommendations for future research, concludes each chapter.

Cette étude a été subventionnée par le Service canadien des forêts en vertu du <<Programme de recherche universitaire en foresterie>> (PRUF). Le Service canadien des forêts a revu le présent rapport et en a approuvé sa distribution. Cette approbation ne signifie pas nécessairement que le contenu de ce rapport corresponde aux opinions et aux politiques du Service canadien des forêts.

Table des matières

iii Résumé/Abstract

1 Introduction

3 Chapitre 1: Cycles reproducteurs

3 Introduction
4 Cycle de deux ans
5 Cycle de trois ans - I
5 Cycle de trois ans - II
7 Variations autour des cycles de base
7 Résumé et suggestions de recherche

9 Chapitre 2: Initiation florale

9 Introduction
9 Époques et lieux d'initiation florale chez les conifères
10 Abies (sapins vrais)
10 Pseudotsuga (Douglas taxifolié)
13 Picea (épinettes)
15 Tsuga (pruches)
15 Larix (mélèzes)
17 Pinus (pins)
19 Cupressacées (famille du Cyprès)
19 Autres conifères
20 Époque et lieu d'initiation florale chez les feuillus
20 Acer (érables)
21 Betula (bouleaux)
21 Populus (peupliers)
22 Quercus (chênes)
22 Autres feuillus
23 Résumé et suggestions de recherche

25 Chapitre 3: Facteurs du milieu et initiation florale

25 Introduction
25 Périodicité
26 Température
27 Intensité lumineuse
28 Photopériodicité
29 Humidité
31 Sels minéraux nutritifs
32 Autres facteurs
33 Influence des cycles endogènes
34 Résumé et suggestions de recherche

36 Chapitre 4: Induction florale et optimisation de la floraison

36 Introduction
36 Traitements par engrais

39 Annélation, cerclage et étranglement
40 Stress hydrique
42 Dégagement
42 Lumière
43 Autres techniques
45 Traitements avec des régulateurs de croissance
45 Effets des différents régulateurs de croissance
46 Modes d'application de la GA
48 Calendrier d'application de la GA
49 Modes d'action possibles des GA sur la floraison
51 Traitements aux GA et traitements adjuvants
55 Résumé et suggestions de recherche

59 Chapitre 5: Pollen et pollinisation

59 Introduction
59 Méiose et formation des grains de pollen
66 Structure des grains de pollen
67 Biologie de la pollinisation
67 Pollinisation par le vent
69 Distribution des grains de pollen dans les peuplements naturels
70 Distribution des grains de pollen dans les vergers à graines
71 Pollinisation par les animaux
72 Mécanismes de pollinisation chez les conifères
75 Pollinisation des feuillus
76 Synchronisme et moment de la floraison
78 Pollinisation dirigée et pollinisations additionnelles
79 Utilisation des grains de pollen
80 Collecte des grains de pollen
80 Emmagasinage des grains de pollen
82 Analyse des grains de pollen
85 Physiologie des grains de pollen
87 Résumé et suggestions de recherche

89 Chapitre 6: Développement du gamétophyte et fécondation

89 Introduction
89 Développement du gamétophyte mâle après la pollinisation chez les conifères
89 Lieu de germination des grains de pollen
91 Développement du tube pollinique
92 Interactions possibles entre le pollen et l'ovule
93 Développement du gamétophyte mâle après la pollinisation chez les feuillus
95 Incompatibilité chez les essences forestières
97 Développement du gamétophyte femelle chez les conifères
98 Développement du gamétophyte femelle chez les feuillus
100 Fécondation
100 Conifères
102 Feuillus

103 Résumé et suggestions de recherche

105 Chapitre 7: Développement de l'embryon et des graines

105 Introduction
105 Embryogenèse des conifères
109 Ovules incomplets
111 Avortement et perte de cônes
113 Maturation des graines chez les conifères
114 Embryogenèse chez les feuillus
115 Perte d'ovules, de fleurs et de fruits
116 Maturation des graines chez les feuillus
117 Développement du fruit
1 Résumé et suggestions de recherche

119 Synopsis
119 Induction florale
120 Pollinisation
120 Pertes de semences par avortement du cône, de l'ovule et de l'embryon
121 Conclusions

121 Remerciements

122 Références

179 Annexes

180 Annexe 1. Effets des engrais sur la floraison
185 Annexe 2. Effets de l'annélation, du cerclage et de l'étranglement sur la floraison
188 Annexe 3. Effets de l'élagage des racines (ER) et d'autres traitements racinaires sur la floraison
189 Annexe 4. Effets du stress hydrique et de l'irrigation sur la floraison
190 Annexe 5. Effets de l'éclaircie, de l'espacement et du dégagement sur la floraison
192 Annexe 6. Effets des traitements par la lumière sur la floraison
195 Annexe 7. Effets de différents traitements sur la floraison
198 Annexe 8. Effets des régulateurs de croissance (RC) sur la floraison

PRODUCTION DE SEMENCES FORESTIÈRES

Revue bibliographique et suggestions de recherche

INTRODUCTION

Durant l'année financière 1979-1980, plus de 5,8 milliards de semences d'essences forestières ont servi à la régénération forestière au Canada (Janas et Haddon, 1984). L'accent sur le renouvellement forestier par le repiquage et l'augmentation anticipée de la demande en produits forestiers indiquent que les semences forestières deviendront un facteur important et peut-être limitant du reboisement. Cela devient d'autant plus probable si nous choisissons de reboiser les zones forestières coupées à blanc avec des semis obtenus à partir de semences génétiquement améliorées.

Les essences forestières ont habituellement une période de jeunesse prolongée avant la fructification et elles ont des cycles reproducteurs étalés qui comprennent normalement un repos de plusieurs années. Bref, la production de semences soulève des problèmes singuliers qui méritent une grande attention et qui peuvent demander l'application de techniques spéciales d'exploitation. Chez beaucoup d'espèces, la période de jeunesse peut être abrégée. Le cycle reproducteur, de l'initiation florale à la germination des graines, a une durée fixe de deux ans ou plus et qui pourrait être abrégée dans de rares cas seulement. Ce qu'il y a de plus important encore, ce sont les nombreux stades qui forment le long enchaînement du cycle reproducteur, et l'existence de plusieurs maillons faibles qui risquent d'être à l'origine d'une mauvaise production de semences. Il faut découvrir ceux qui sont à portée d'intervention et déterminer par une recherche intensive les meilleures façons d'améliorer la production des semences. Il y a d'énormes possibilités d'accroître la production de fleurs et le rendement en semences. Cette revue s'intéresse à la question.

Nous avons considéré dans un contexte élargi la production de semences par les essences forestières en zone tempérée boréale; chaque étape du développement est mise en perspective. Par voie de conséquence, cette étude n'a pas toujours toute la pénétration possible. Dans leur domaine respectif, les spécialistes sauront retrouver les pièces bibliographiques omises. L'objectif de cette étude est la familiarisation du spécialiste avec d'autres domaines plutôt que la mise à jour bibliographique dans son domaine de spécialité. Les revues de sujets précis sont annotées et mises à jour. Il est conseillé de les consulter pour obtenir un complément d'informations sur ces questions. Il est considéré qu'une vue d'ensemble sera plus fructueuse que ne l'aurait été une revue de certaines questions précises.

Les questions suivantes sont examinées: (1) les variations des cycles reproducteurs; (2) les époques et les modes de l'initiation florale; (3) les facteurs écologiques qui agissent sur l'initiation florale; (4) l'induction florale et l'optimisation de la floraison; (5) le pollen et la pollinisation; (6) le développement du gamétophyte et la fertilisation; (7) le développement de la graine. Chacun des chapitres décrit une partie du cycle reproducteur. Les pièces bibliographiques les plus marquantes sous le rapport du développement, de la physiologie et de l'écologie des mécanismes considérés, sont

passées en revue. Les techniques culturales, physiologiques ou d'exploitation qui ont un effet prouvé sur la production des semences sont examinées les plus souvent possible. Tous les chapitres se terminent par un résumé et des suggestions de recherche. Les annexes contiennent des tables qui donnent un aperçu des résultats obtenus lors d'expériences sur l'induction florale chez de nombreuses espèces forestières.

Cette revue est limitée essentiellement aux conifères et aux feuillus en forêt de la zone tempérée boréale, qui ont une valeur économique. Les essences tropicales et subtropicales sont généralement exclues parce que leur cycle reproducteur et les facteurs qui agissent sur la production des semences risquent de différer considérablement de ceux observés chez les espèces de zone tempérée. En outre, les arbres fruitiers sont généralement exclus car, au contraire de la plupart des essences forestières, ils sont régénérés par clonage ou encore, ils sont sélectionnés pour l'obtention d'une floraison hâtive et prévisible, ainsi que pour la production maximale de fruits. La recherche axée sur les variétés fruitières ne trouve guère d'application directe en foresterie parce que les essences forestières ont généralement une période de jeunesse prolongée; en outre, une croissance végétative rapide et l'acquisition d'un certain port ont plus de prix que le potentiel reproducteur.

CHAPITRE 1
CYCLES REPRODUCTEURS

Introduction

Le cycle reproducteur des essences forestières commence avec l'apparition de bourgeons à l'état reproducteur après une période juvénile qui peut durer de 1 à 40 ans (Kozlowski, 1971). Le stade de maturité, de la reproduction, est une condition qu'on a d'abord appelée la maturité de floraison (Klebs, 1918); la transition vers ce stade est appelée la phase préflorale (Wareing, 1964).

Après l'examen d'un nombre considérable d'espèces, Grainger (1938) a découpé en trois classes les plantes qui croissent en zone tempérée; il a pris pour caractères l'initiation florale et le développement. Les plantes à floraison directe produisent des fleurs et assurent le développement jusqu'à l'anthèse sans interruption. C'est la classe qui réunit le plus grand nombre d'espèces herbacées et elle comprend aussi certaines plantes ligneuses vivaces. Chez les plantes à floraison indirecte, l'initiation florale et l'anthèse sont séparées par une période de repos (dormance) à un moment ou un autre. Cette classe regroupe certaines plantes herbacées et la plupart des plantes ligneuses vivaces, notamment la quasi-majorité des essences forestières de zone tempérée. Les plantes à floraison cumulative forment des primordiums floraux sur de très longues périodes, mais l'anthèse est rapide. Cette classe comprend beaucoup de mauvaises herbes.

Les essences forestières sont monoïques ou dioïques. Chez les espèces monoïques, les éléments mâles (staminaux) et femelles (ovulifères) sont localisés sur des structures reproductrices distinctes, mais situées sur le même sujet. Chez les espèces dioïques, les éléments mâles et femelles sont localisés sur des sujets différents. En zone tempérée boréale, la plupart des conifères sont monoïques, alors que la plupart des feuillus trouvés en forêt sont dioïques. Certains de ces derniers ont des fleurs parfaites, avec les étamines et les carpelles portés sur la même fleur. Cet état hermaphrodite n'est pas normalement rencontré chez les conifères, bien que la naissance de strobiles bisporangiés est observée chez de nombreuses espèces.

Matthews (1963) a été le premier à généraliser la notion que sur les arbres en zone tempérée, l'ébauche des bourgeons à l'état reproducteur a lieu au cours de la saison de croissance qui précède le printemps où a lieu l'apparition des cônes ou des fleurs et l'anthèse. À part quelques exceptions, cette généralisation vaut toujours (chap. 2). Les bourgeons à l'état reproducteur commencent un développement hâtif avant la dormance hivernale et passent l'hiver à différentes étapes de leur développement (chap. 2). Durant la deuxième et, dans certains cas, durant la troisième et la quatrième saison de croissance, il se produit des variations qui modifient la durée du cycle reproducteur (chap. 5 et 6).

Trois types primaires de cycle reproducteur couvrent les variations observées parmi la plupart des essences forestières de la zone tempérée. On connaît moins bien la phénologie des cycles reproducteurs des feuillus que celle des cycles des conifères.

Cycle de deux ans

Le cycle reproducteur le plus courant chez les conifères et les feuillus est montré à la figure 1,1; il s'agit de Picea glauca (Owens et Molder, 1984c). La pollinisation a lieu au printemps ou au début de l'été de la deuxième année. Il s'écoule peu de temps entre celle-ci et la fécondation, quelques semaines d'habitude. Après la fécondation, le développement de l'embryon et celui de la graine s'effectuent rapidement et sans interruption. La semence à maturité peut être libérée dès la fin de l'été durant l'année de la pollinisation. La retenue de la semence au-delà de cette date est souvent déterminée par des exigences climatiques ou biotiques caractéristiques de l'espèce et par la méthode de dispersion. Bien que ce soit le plus bref cycle reproducteur généralement trouvé chez les essences forestières, il est très long par rapport au cycle de beaucoup de plantes herbacées à floraison directe, qui peut tenir entièrement dans un intervalle de quelques semaines (Leopold et Kriedemann, 1975).

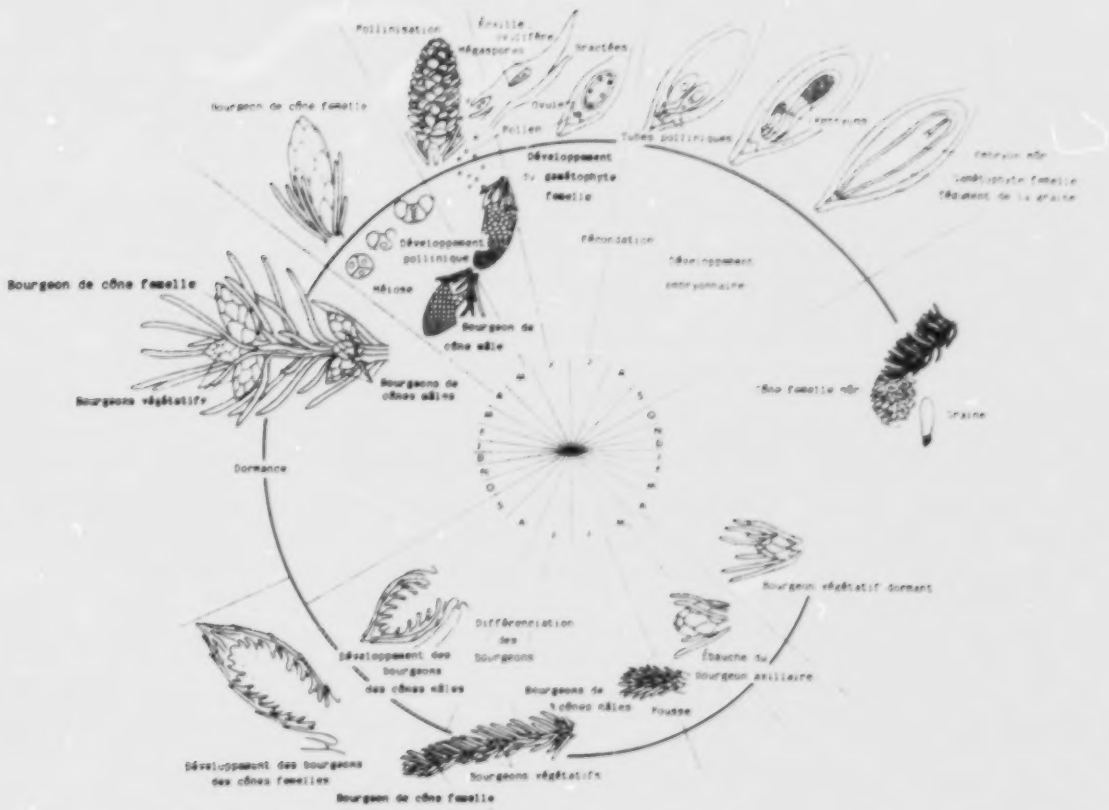


Figure 1,1. Cycle reproductif de l'épinette blanche (Picea glauca) (extrait d'Owens et Molder, 1984c).

Il existe peu de descriptions détaillées des cycles reproducteurs complets de ce type chez les conifères. Il y a celles sur Larix (Owens et Molder, 1979b,c), Picea (Owens et Molder, 1984c), Pseudotsuga (Allen et Owens, 1972; Owens, 1973), Thuja (Owens et Molder, 1984a) et Tsuga (Owens et Molder, 1984d). Des segments des cycles reproducteurs ont été décrits chez beaucoup d'espèces; plusieurs seront mentionnés plus loin.

Cycle de trois ans - I

Un deuxième cycle reproducteur est trouvé chez la plupart des espèces du genre Pinus, chez plusieurs autres conifères ainsi que quelques feuillus. Il est regrettable que ce cycle serve d'exemple <<typique>> du cycle reproducteur des conifères (fig. 1,2) dans les manuels généraux. La pollinisation a lieu au printemps ou au début de l'été de la deuxième année; le développement du tube pollinique et de l'ovule est amorcé, mais il est interrompu, habituellement au milieu de l'été. Il reprend le printemps suivant. La fécondation a lieu, et l'embryon comme la graine sont mûrs dès l'automne. La semence est habituellement disséminée dans l'année où elle parvient à maturité. Les cônes femelles sérotineux de certaines espèces peuvent rester fermés pendant de nombreuses années. Ils vont habituellement éclater sous l'effet de la chaleur très intense dégagée par un incendie, et disséminer d'un seul coup les semences accumulées depuis longtemps. Ce cycle d'au moins 3 ans, le plus souvent 27 mois environ entre l'ébauche du bourgeon à l'état reproducteur et l'arrivée à maturité de la graine, est également observé chez les conifères de l'hémisphère austral, par exemple, les Araucariacées, notamment Araucaria (Favre-Ducharte, 1962) et Agathis (Eames, 1913) comme chez les Podocarpacées, notamment plusieurs espèces de Podocarpus (Looby et Doyle, 1944a, b), Saxegothaea (Looby et Doyle, 1939), Dacrydium (Quinn, 1966a, b) et Widdringtonia (Schnarf, 1933; Moseley, 1943). Quelques genres moins familiers de l'hémisphère boréal ont un cycle semblable à celui de Pinus, notamment Sciadopitys (Lawson, 1910; Buchholz, 1931; Tahara, 1937, 1940; Gianordoli, 1964), Sequoia (Buchholz, 1939a, b) et Cephalotaxus (Singh, 1961). Les descriptions d'un bon nombre de ces genres sont brèves ou couvrent quelques aspects seulement du cycle reproducteur. Les descriptions complètes de ce type de cycle reproducteur sont limitées à Pinus (Lill, 1974; Owens et Molder, 1984b). Il n'existe pas de description détaillée de feuillus ayant ce type de cycle reproductif (voir Fowells, 1965).

Cycle de trois ans - II

Un troisième cycle reproducteur est observé chez quelques conifères de la famille des Cupressacées. La pollinisation a lieu au printemps ou au début de l'été de la deuxième année, et la fécondation se produit dans les semaines qui suivent. Le développement de l'embryon et de la graine est amorcé, mais il est interrompu à la fin de l'été ou à l'automne. Les semences et les cônes passent en dormance pour l'hiver et reprennent leur développement au printemps de la troisième année (fig. 1,3). Ce cycle reproducteur a été décrit en entier pour Chamaecyparis nootkatensis (Owens et Molder, 1984a) et décrit en partie pour plusieurs espèces de Juniperus (Johansen, 1950). Les espèces à floraison indirecte prolongée comme celles-ci et celles mentionnées au regard du cycle reproducteur précédent, ont pu apparaître par adaptation à de courtes saisons de croissance. Le développement de l'embryon et (ou) de la semence et celui des cônes ont lieu en deux (peut-être plusieurs) saisons de croissance.

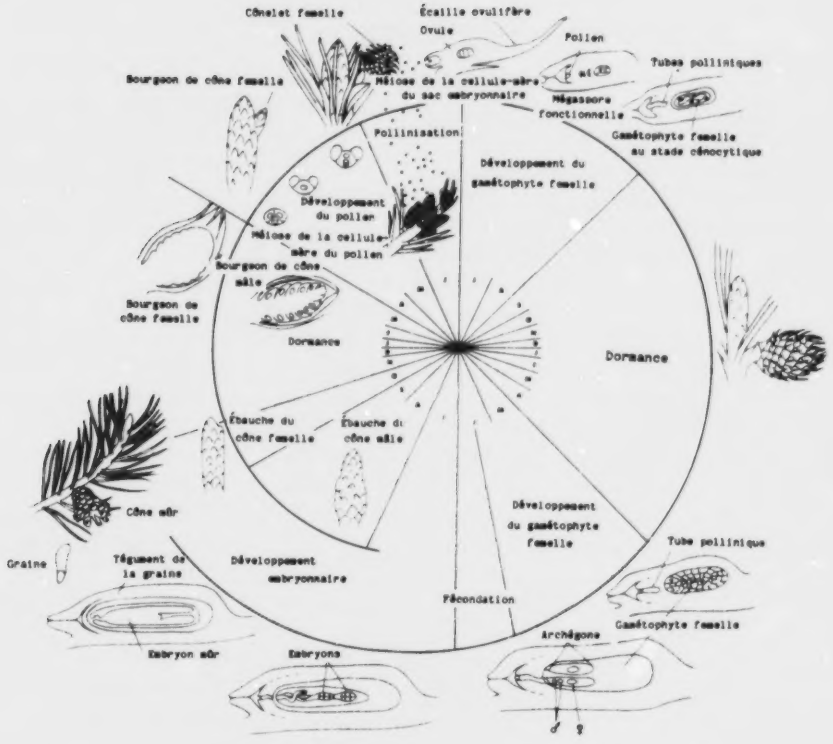


Figure 1,2. Cycle reproducteur du pin tordu (Pinus contorta) (extrait d'Owens et Molder, 1984b).

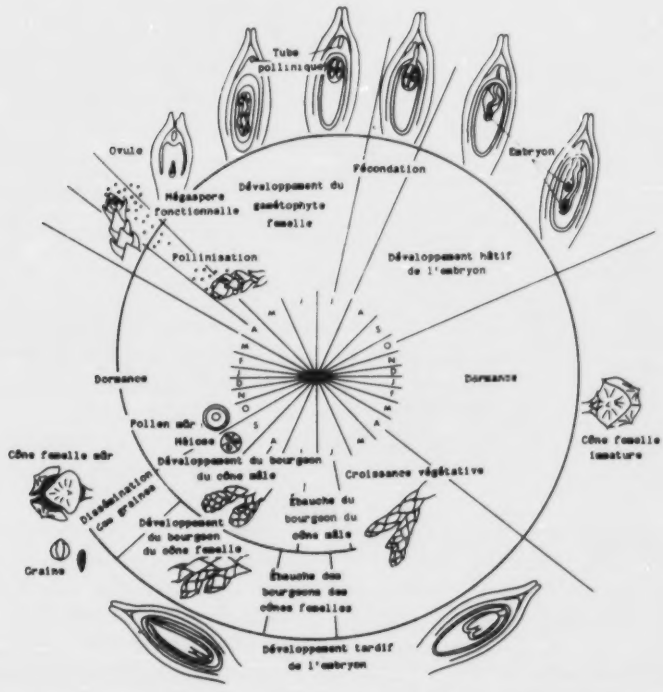


Figure 1,3. Cycle reproducteur du cyprès jaune (Chamaecyparis nootkatensis) (extrait d'Owens et Molder, 1984a).

Variations autour des cycles de base

Les manuels généraux de sylviculture (Fowells, 1965) et les manuels des semences (Schopmeyer, 1974) mentionnent la période entre la pollinisation et la dissémination. Cependant, la raison n'est pas donnée quand la période dépasse un an, notamment chez les feuillus dont certains ont un cycle reproducteur de deux ans. Dans ces cas, il n'est pas certain si le cycle prolongé relève du deuxième ou du troisième type de cycle évolutif.

Un cycle de deux ans intermédiaire entre le cycle normal de deux ans et le cycle de trois ans de Pinus, est observé chez Cedrus deodara de l'Himalaya occidental (Roy Chowdhury, 1961). Il y a initiation florale durant l'été et la pollinisation a lieu à l'automne de la même année, mais la fécondation n'a lieu qu'après la dormance hivernale. La semence parvient à maturité tard dans la seconde année.

Une combinaison des deux cycles reproducteurs de trois ans est observée chez Juniperus communis (Ottley, 1909; Kotter, 1931) et chez trois espèces de Pinus (pinea, leiphylla et torreyiana) (Dallimore et Jackson, 1966; Francini, 1958). Chez J. communis, l'initiation florale se produit avant la dormance hivernale et la pollinisation a lieu le printemps suivant. Le développement du tube pollinique et celui de l'ovule sont arrêtés et la dormance s'installe; la fécondation a lieu durant la troisième année. Les embryons immatures passent en dormance hivernale et reprennent leur développement au cours de la quatrième saison de croissance. Chez les trois espèces de pins, la pollinisation a lieu au printemps, mais le développement du tube pollinique et celui de l'ovule sont interrompus pour deux ans. La fécondation et la maturation de l'embryon et de la semence ont lieu au cours de la quatrième année.

Résumé et suggestions de recherche

Au cours des longs cycles reproducteurs des conifères et de certains feuillus, il y a place à d'énormes variations phénologiques même si la séquence d'événements reste intacte. Il ne faut pas prendre pour hypothèse qu'une espèce considérée est typique, spécialement lorsqu'on envisage de produire des semences. En outre, les risques d'anomalies augmentent avec la durée du cycle reproducteur. De faibles rendements en semences d'un bon nombre d'espèces n'ont donc rien d'anormal. Pour déterminer les causes de ces bas rendements, il faut découvrir quelle anomalie s'est produite et à quel stade du développement.

La description complète du cycle vital de toutes les essences forestières ou même une brève mention de celui des espèces dont la phénologie est connue n'ont pas à être faites ici. Les chercheurs qui veulent entreprendre la recherche sur la production des semences devraient consulter les sources classiques comme <<Silvics of Forest Trees of the United States>> (Fowells, 1965, en cours de révision) ou bien <<Seeds of Woody Plants in the United States>> (Schopmeyer, 1974) afin d'obtenir l'information générale sur la durée de la période entre la pollinisation et la maturité des semences. Certaines particularités de la reproduction seront étudiées dans les chapitres suivants.

Les manuels de sylviculture et les manuels de semences indiquent succinctement les époques de pollinisation et d'arrivée à maturité des semences, ce qui suffit à l'estimation des récoltes et à l'établissement de calendriers de

collecte sur le terrain. Ces ouvrages sont toutefois insuffisants pour la gestion des vergers à graines et pour les travaux d'amélioration génétique des arbres. La durée considérable des cycles reproducteurs des espèces forestières donne prise à toutes sortes d'événements nuisibles à la production des semences. Pour comprendre quels facteurs ont cet effet, il faut bien connaître les nombreuses étapes qui conduisent à l'obtention d'une semence viable à maturité. La description précédente des trois cycles de base donne une idée de la complexité des mécanismes en cause. Il serait commode, mais peu avisé d'avoir recours à des hypothèses non vérifiées lorsqu'il s'agit des cycles reproducteurs.

Avant de s'engager trop tôt dans des programmes d'amélioration génétique et de production de semences, les chercheurs devraient étudier l'ensemble du cycle reproducteur d'une espèce, dans son milieu et dans un verger à graines si l'espèce est étudiée hors de son aire de distribution. Faute de quoi, le gaspillage de temps et de ressources étalés sur de nombreuses années risque de l'emporter sur le coût d'une étude fondamentale du cycle reproducteur. Toute étude du genre devrait porter notamment sur l'époque et la méthode d'ébauche du bourgeon à l'état reproducteur (chap. 2), le développement du pollen et le mécanisme de pollinisation (chap. 5), la fécondation (chap. 6) et le développement de l'embryon, de la semence et du cône ou du fruit jusqu'à maturité et jusqu'à la dissémination (chap. 7). Ces études ne sont pas difficiles, mais elles se situent souvent hors du domaine de compétence de nombreux laboratoires forestiers. C'est une belle occasion d'exploiter l'expertise des botanistes à l'avantage de la foresterie.

CHAPITRE 2
INITIATION FLORALE

Introduction

L'expression <<initiation florale>> est utilisée pour décrire le passage à l'état reproducteur d'un méristème apical végétatif indéterminé ou d'un méristème axillaire indéterminé qui conduira à la formation de fleurs chez les angiospermes ou de strobiles (cônes) chez les conifères. L'expression s'applique à un mécanisme plutôt qu'à une structure précise.

L'initiation florale constitue la première étape de tout cycle reproducteur. Plusieurs revues ont été écrites sur la floraison, qui insistaient sur l'initiation florale (Hillman, 1962; Searle, 1956; Chailakhyan, 1968; Evans, 1969a, b, 1971; Bernier, 1971; Zeevart, 1976; Halevy, 1985). La vaine poursuite d'une hormone <<florigène>> était tournée vers cette étape de la floraison (Evans, 1971). Les premiers arguments à l'appui de l'existence d'une substance unique ayant le pouvoir d'initier la floraison s'appuyaient sur les travaux de Chalakhyan (1936a, b, c, 1937) et d'autres (voir Hillman, 1964) sur des angiospermes herbacées à floraison photopériodique. Les arguments avancés contre l'existence d'une hormone unique de floraison chez toutes les plantes s'appuient sur l'infini degré de variation entre espèces et sur celui des conditions de la floraison (Evans, 1969b). Un autre argument du même ordre tient à ce que les plantes à durée de vie prolongée, par exemple, les plantes vivaces ligneuses, ne pourraient pas survivre si la floraison demeurait sous la dépendance d'un seul stimulus (Romberger et Gregory, 1974). Evans (1969b) et Jackson et Sweet (1972) ont proposé, en rechange, l'hypothèse d'une floraison chez les plantes ligneuses vivaces des régions tempérées qui venait coiffer une série de stades de développement dont l'apparition dans l'ordre était le résultat de l'équilibre hormonal établi au point d'initiation (le méristème) et au moment approprié. Cette vision risque même d'être simpliste dans le cas des essences forestières. Nous ne voulons pas dire que le problème est trop complexe pour être résolu. En effet, beaucoup de facteurs communs rapprochent l'initiation florale des plantes ligneuses vivaces de celle des herbacées. En outre, les transformations anatomiques et biochimiques observées lors de la transition du méristème d'une pousse en un méristème floral, sont essentiellement les mêmes chez les angiospermes (Bernier, 1971) que chez les conifères (Owens, 1980).

Époques et lieux d'initiation florale chez les conifères

Les bourgeons à l'état reproducteur sont portés en position terminale ou en position latérale (à l'aisselle des feuilles) sur un rameau; dans la plupart des cas, ils sont enfermés dans des écailles, exception faite des Cupressacées et de certaines Taxodiacées. Ils sont simples parce qu'ils contiennent normalement un seul strobile et n'ont pas de feuilles.

Chez les Pinacées, les cônes femelles sont les premiers à apparaître et d'habitude, les cônes mâles apparaissent plusieurs années après (Wareing, 1958; Fraser, 1958). L'intérêt pour le développement des rameaux et la position des cônes a été ravivé par les études quantitatives sur la forme de la cime et l'architecture des arbres (Powell, 1977a, 1979; Powell et al., 1984). En général, les cônes femelles sont formés sur les rameaux inférieurs vigoureux, les cônes mâles sur les rameaux supérieurs moins vigoureux

(Wareing, 1958; Debazac, 1965; Baradat, 1967; Varnell, 1976; Powell, 1972, 1977a). Des observations semblables ont été faites sur les Cupressacées (Courtot et Baillaud, 1955). Plusieurs revues ont été publiées sur les époques et les méthodes d'initiation florale (Owens, 1973, 1980; Puritch, 1972; Owens et Molder, 1977g, 1979d; Eis et Craigdallie, 1981). Certains autres rapports mieux détaillés sont cités dans la description suivante par genre, lorsqu'il est question de la méthode et de l'époque d'initiation florale. La figure 2,1 donne un résumé de la question. Pour beaucoup de conifères, les renseignements sont d'ordre général ou même inexistants (Fowells, 1965).

Abies (sapins vrais)

Plusieurs espèces ont fait l'objet d'études, notamment A. amabilis (Ritchie, 1966; Owens et Molder, 1977a), A. balsamea (Powell, 1974, 1977a, b), A. grandis (Owens, 1984b), A. lasiocarpa (Owens et Singh, 1982), A. procera (Ritchie, 1966) et A. veitchii (Seido et Osada, 1979). Owens et Molder (1985) offrent un résumé. Les bourgeons en puissance des cônes femelles sont ébauchés à l'aisselle des feuilles sur la face supérieure de rameaux primaires ou secondaires en élongation et situés dans les derniers verticilles de la cime. Il peut y avoir des bourgeons de cônes femelles sur les rameaux nodaux vigoureux ou sur les rameaux internodaux qui le sont moins. Les bourgeons en puissance des cônes mâles sont ébauchés à l'aisselle des feuilles sur la face inférieure des rameaux en élongation et sont situés dans les parties moyennes et inférieures de la cime. En général, il y a peu de chevauchement de la partie staminale et de la partie ovulifère de l'arbre, et il est rare que les deux types de cônes soient trouvés sur une même branche. Tous les bourgeons axillaires sont ébauchés au commencement de la période d'élongation des pousses, c'est-à-dire vers l'époque d'éclatement des bourgeons végétatifs. Il n'y a pas de détermination des bourgeons axillaires en cône mâle, cône femelle ou bourgeon végétatif avant l'ébauche des écailles des bourgeons. Bractées, écailles ovulifères, feuilles et microsporophylles commencent à être ébauchés vers la mi-juillet. Les bourgeons donnant les cônes mâles terminent leur développement en deux mois environ, tandis que ceux des cônes femelles et les bourgeons végétatifs poursuivent leur développement jusqu'en automne. Tous les microsporophylles, bractées, écailles ovulifères fertiles et feuilles sont ébauchés avant la dormance hivernale. Outre les trois possibilités de développement précitées, les bourgeons axillaires peuvent avorter au commencement de leur développement ou passer en latence avant la détermination (fig. 2,2). Souvent, les bourgeons avortés dégénèrent avant de former beaucoup d'écailles tandis que les bourgeons latents en ébauchent beaucoup et conservent un méristème apical capable d'une croissance additionnelle.

Pseudotsuga (Douglas taxifolié)

P. menziesii a fait l'objet d'importantes études (Owens et Smith, 1964; Owens, 1969; Allen et Owens, 1972). Il est semblable à Abies sur presque tous les plans, sinon que la position des bourgeons à l'état reproducteur est définie de manière moins rigoureuse. Il y a une importante superposition des régions staminales et ovulifères dans la cime, et les deux types de bourgeons à l'état reproducteur sont souvent trouvés sur le même rameau. Le cas échéant, les bourgeons des cônes femelles sont situés du côté distal. Les deux types sont trouvés avant tout sur les faces latérales et la face inférieure des pousses. Tous les bourgeons axillaires commencent d'être ébauchés quand la croissance

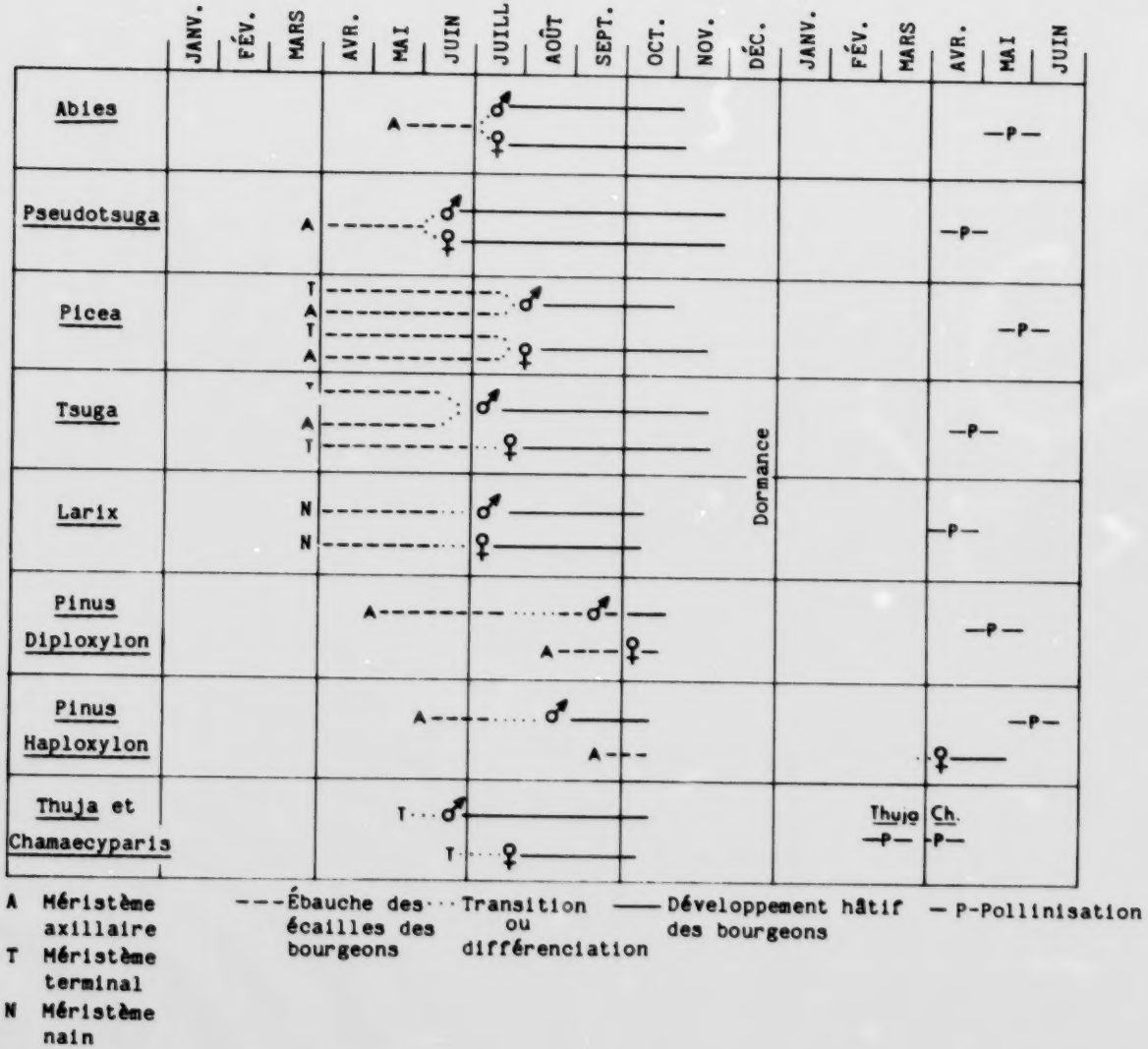


Figure 2,1. Époques et méthodes d'ébauche des cônes.

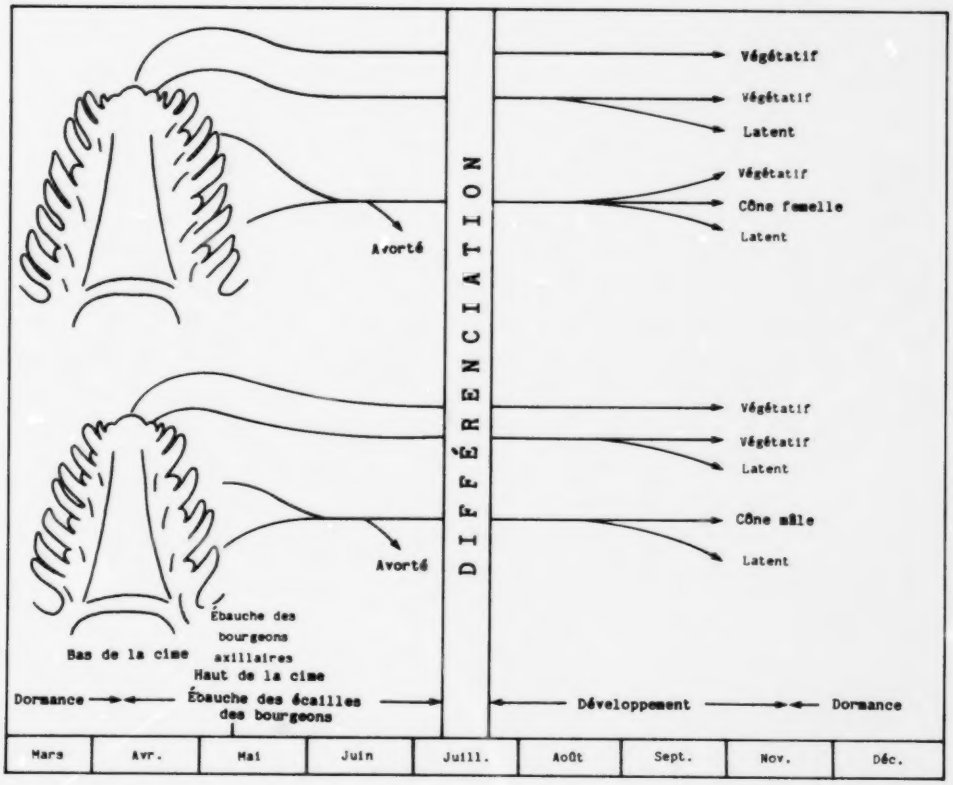


Figure 2,2. Développements possibles des bourgeons terminaux et axillaires chez Abies. La ligne du bas explique le développement des bourgeons végétatifs (Extrait d'Owens et Molder, 1985).

des bourgeons végétatifs s'amorce; ils ont déjà mis plusieurs écailles en place au moment de l'éclatement des bourgeons végétatifs.

Dans les premières phases, la détermination des bourgeons axillaires est reconnaissable par examen histochimique au début juin. Ces bourgeons deviennent anatomiquement distincts au début juillet (Owens, 1969). Les méristèmes des bourgeons reproducteurs commencent une série de transformations biochimiques au cours des derniers stades de l'ébauche des écailles des bourgeons, plusieurs semaines avant l'apparition des transformations anatomiques. Tous les bourgeons sont déterminés sur le plan anatomique quand les rameaux latéraux finissent d'allonger (Owens et al., 1985). L'ébauche des microsporophylles, des bractées et des feuilles commence au début juillet. Les bourgeons des cônes mâles terminent leur développement vers la fin de l'été. Les bourgeons de tous genres passent en dormance à l'automne (fig. 2,1). L'ébauche de tous les microsporanges, microsporophylles, bractées, écailles ovulifères fertiles et feuilles est commencée avant l'établissement de la dormance des bourgeons. Comme c'est le cas chez Abies, les bourgeons terminaux deviennent rarement reproducteurs et les bourgeons axillaires peuvent avorter ou passer en latence. Chez Pseudotsuga, le nombre formé de bourgeons à l'état reproducteur n'est pas déterminé par celui des bourgeons axillaires

ébauchés (malgré des variations), mais d'abord par la proportion de ceux qui sont différenciés en bourgeons reproducteurs (fig. 2,3) (Owens, 1969).

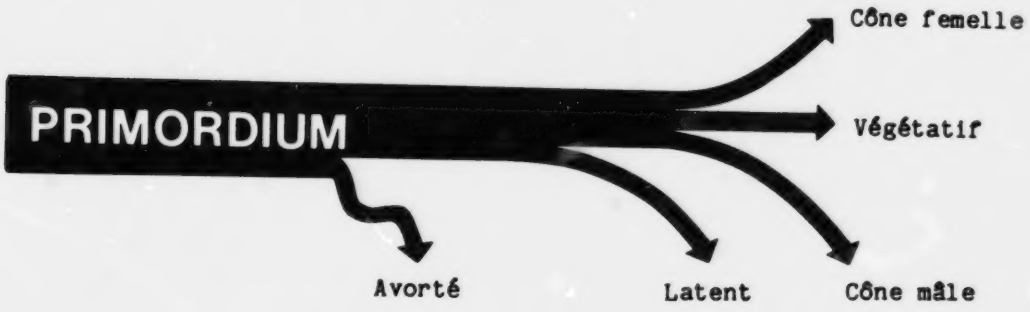


Figure 2,3. Développements possibles des bourgeons axillaires chez le Douglas taxifolié (extrait d'Allen et Owens, 1972).

Picea (épinettes)

L'époque et la méthode de l'ébauche des bourgeons à l'état reproducteur ont été déterminées chez P. glauca (Fraser, 1962; Eis, 1967; Owens et Molder, 1977e), P. engelmannii (Harrison et Owens, 1983), P. mariana (Fraser, 1966; G. Caron, communication personnelle) et P. sitchensis (Owens et Molder, 1976); la question est résumée dans Owens et Molder (1984c). Chez l'épinette, les bourgeons à l'état reproducteur peuvent se développer à partir de méristèmes terminaux qui sont végétatifs depuis une année ou plus, ou bien à partir de méristèmes axillaires nouvellement formés sur des rameaux en élongation (fig. 2,4). Quand ils sont abondants, les bourgeons à l'état reproducteur chez P. engelmannii sont surtout en position axillaire, mais il y en a aussi en position terminale. Quand il y en a peu (moins de 35 % du total), ils sont distribués à peu près également entre les deux positions (Harrison et Owens, 1983). Cette constatation semble valoir également pour P. glauca (Owens et Molder, 1977e) et pour P. mariana (G. Caron, communication personnelle).

L'époque de la détermination des bourgeons est remarquablement constante chez la plupart des espèces de Picea étudiées. Les bourgeons acquièrent leur caractère anatomique à la fin de la période d'ébauche des écailles, qui a lieu vers la fin de la période d'élongation des rameaux latéraux (Owens et al., 1977; Owens et Molder, 1977e; Harrison et Owens, 1983; Dunberg, 1979). Dunberg (1979) insiste sur le fait que la différenciation biochimique doit avoir lieu avant que l'élongation de la pousse ne soit terminée et que la différenciation anatomique commence. Les cônes mâles, les cônes femelles et les bourgeons végétatifs en positions terminale et axillaire sont déterminés au même moment dans toutes les parties de la cime d'un arbre. Chez les sujets de P. sitchensis (Owens et Molder, 1976) et de P. glauca qui poussent en faible altitude (Fraser, 1958; Owens et Molder, 1976, 1977e), la détermination des bourgeons s'amorce vers la mi-juillet. Chez les sujets de P. engelmannii qui poussent en haute altitude, elle commence entre le milieu et la fin juillet (Harrison et Owens, 1983). Puisque l'époque de la détermination des bourgeons peut varier avec l'altitude et la latitude, les différences entre

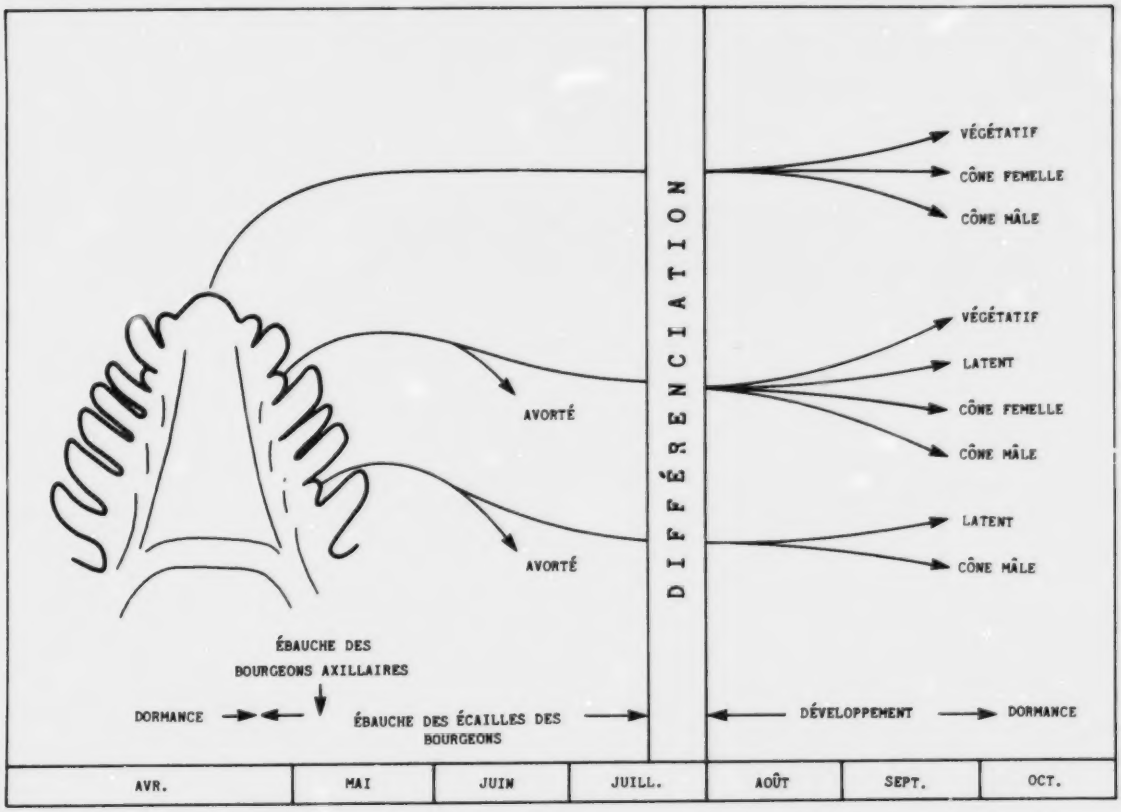


Figure 2,4. Développements possibles des bourgeons terminaux et axillaires chez Picea. La ligne du bas montre le développement des bourgeons végétatifs (extrait d'Owens et Molder, 1984c).

provenances peuvent être importantes. Ici comme avec les genres précédents, le développement des bourgeons de cônes mâles est complété en premier, habituellement vers la fin septembre ou le début d'octobre. Le développement des bourgeons végétatifs et des bourgeons de cônes femelles se poursuit parfois jusqu'en novembre ou décembre chez les sujets de P. sitchensis dans les régions côtières (Owens et Molder, 1976) et jusqu'à la mi-octobre chez les espèces de l'intérieur (Owens et Molder, 1977e; Harrison et Owens, 1983) (fig. 2,1). L'ébauche de tous les microsporanges et microsporophylles, bractées et écailles ovulifères fonctionnelles ainsi que des feuilles commence avant que les bourgeons ne deviennent dormants (Owens et Molder, 1984c). Les bourgeons axillaires des sujets de ce genre ont les mêmes possibilités de développement que ceux de Pseudotsuga (fig. 2,3) et l'abondance des bourgeons à l'état reproducteur dépend plus des formes de développement empruntées que du nombre des bourgeons axillaires ébauchés. Les bourgeons terminaux à l'état reproducteur provoquent l'arrêt de croissance de la pousse où ils se trouvent et, quand il y en a beaucoup, les cônes terminaux peuvent réduire la production des bourgeons donnant les cônes femelles et freiner l'expansion de la cime pendant plusieurs années.

Tsuga (pruches)

Seuls T. heterophylla (Owens et Molder, 1974a) et T. mertensiana (Owens, 1984a) ont été étudiés; Owens et Molder (1984d) offrent un résumé. Les zones porteuses des bourgeons de cônes mâles et celles des bourgeons de cônes femelles sont considérablement superposées dans la cime et sur les branches. Les bourgeons des cônes femelles sont toujours terminaux et se développent à partir de méristèmes qui ont été végétatifs pendant au moins une année (les exceptions font suite à des traitements d'induction des cônes). Ils sont formés sur des pousses latérales vigoureuses, à la partie distale des branches. Les bourgeons des cônes mâles se développent habituellement à partir de bourgeons axillaires nouvellement ébauchés sur de courtes pousses latérales dans la partie proximale des branches. Ils forment souvent un groupe de bourgeons à la base de la pousse, mais le méristème terminal peut aussi se former en un bourgeon de cône mâle. La position des cônes est essentiellement la même dans les deux espèces (Owens et Molder, 1984d). Chez les sujets de T. heterophylla dans les régions côtières et de faible altitude, les bourgeons des cônes mâles sont déterminés à la fin juin et ceux des cônes femelles à la mi-juillet (fig. 2,5). Chez les sujets de T. mertensiana dans les régions côtières et en altitude, les bourgeons des cônes mâles et femelles sont déterminées tous deux à la fin juillet (fig. 2,1). Le méristème terminal qui a le potentiel de construire des cônes femelles a une palette restreinte de possibilités. Il peut rester végétatif ou se différencier en bourgeon de cône femelle après l'ébauche des écailles. Les bourgeons axillaires susceptibles de donner des cônes mâles peuvent avorter, devenir latents ou se différencier en cônes mâles. Chez T. heterophylla, les bourgeons à l'état reproducteur poursuivent leur développement tard en automne, tandis que chez T. mertensiana, le développement est interrompu vers le milieu ou la fin d'octobre. Tous les microsporophylles et microsporanges, bractées et écailles ovulifères fonctionnelles sont ébauchés avant la dormance. Il se produit souvent une prolifération de cônes femelles en position terminale, ce qui a pour effet de limiter la croissance végétative subséquente des branches.

Larix (mélèzes)

Chez Larix, les voies possibles de développement des bourgeons axillaires sont plus limitées que dans les genres précédents. L. occidentalis et L. laricina ont été étudiés de façon détaillée; il est généralement considéré que la position des bourgeons à l'état reproducteur est semblable dans les autres espèces de Larix (Dallimore et Jackson, 1966). Les bourgeons à l'origine des cônes des deux sexes se différencient normalement à partir de bourgeons terminaux précédemment végétatifs sur des pousses naines (courtes) qui ont au moins un an (fig. 2,6). Des bourgeons à l'état reproducteur peuvent se développer à partir de bourgeons terminaux situés sur des rameaux longs de branches dominées de L. occidentalis (observation personnelle). Normalement, les bourgeons nouvellement ébauchés se développent seulement en bourgeons de rameau court ou de rameau long. Cependant, chez plusieurs jeunes sujets de L. laricina, les bourgeons des cônes femelles et à un moindre degré, les bourgeons des cônes mâles se sont différenciés à partir de bourgeons axillaires nouvellement ébauchés (Powell et al., 1984). Ce phénomène n'a pas été observé chez d'autres espèces de Larix. Chez L. occidentalis, les bourgeons des cônes mâles sont très souvent placés en position proximale sur des longues pousses peu vigoureuses et souvent pendantes. Les bourgeons des cônes femelles sont souvent en position distale sur de longues pousses vigoureuses, à peine

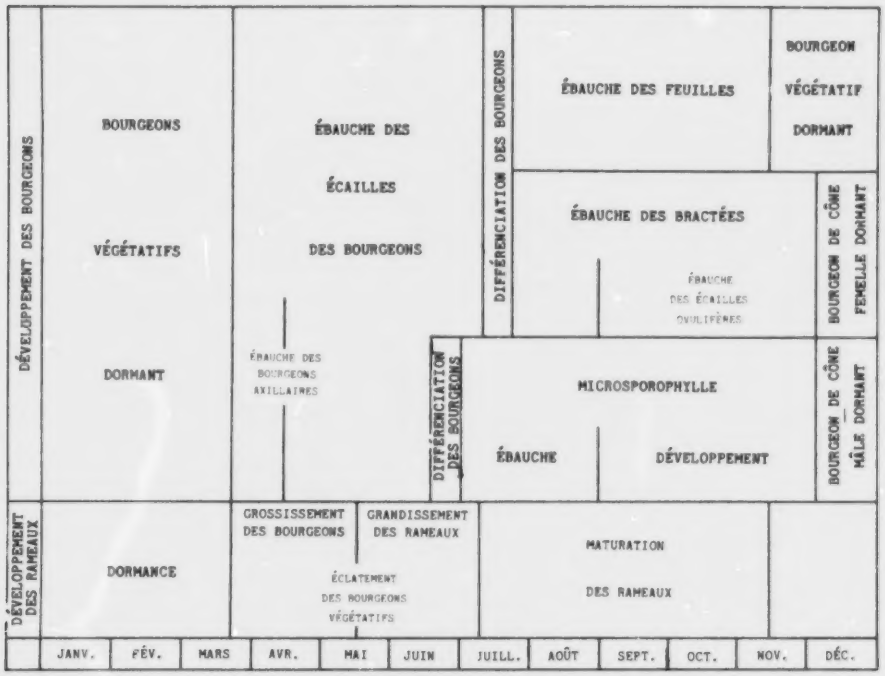


Figure 2,5. Phénologie du développement des bourgeons végétatifs, des cônes femelles et des cônes mâles chez T. heterophylla (extrait d'Owens et Molder, 1974a).

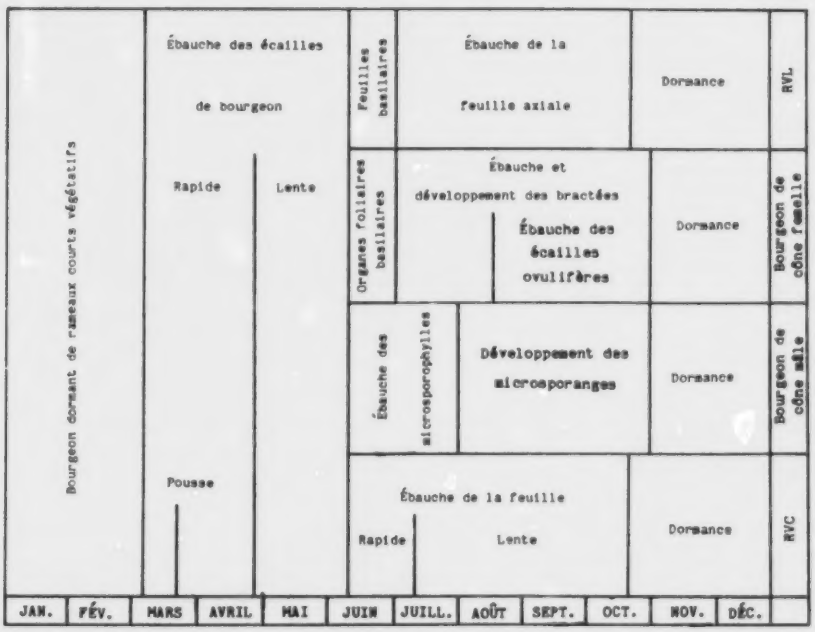


Figure 2,6. Phénologie du développement des rameaux végétatifs courts (RVC), des rameaux végétatifs longs (RVL), des bourgeons des cônes mâles et des bourgeons des cônes femelles chez L. occidentalis (extrait d'Owens et Molder, 1979b).

pendantes ou tournées vers le haut. Il y a une importante superposition des deux genres de bourgeons à l'état reproducteur dans la cime et sur les branches (Owens et Molder, 1979b). Chez L. occidentalis, les bourgeons des cônes mâles et des cônes femelles sont déterminés à la mi-juin. L'ébauche du microsporophylle est complétée au bout de six semaines; elle est suivie par le développement du microsporange. Les bourgeons des cônes mâles passent en dormance tôt en novembre. Les bractées et les écailles ovulifères se développent jusqu'au début novembre alors que les bourgeons des cônes femelles passent en dormance (fig. 2,1). Les bourgeons végétatifs passent en dormance à la mi-octobre (Owens et Molder, 1979b). Il n'y a pas eu d'étude détaillée semblable sur d'autres espèces du genre Larix. La distribution des cônes chez les genres apparentés Cedrus et Pseudolarix, sous-famille des Laricoïdées et famille des Pinacées, est semblable, mais le développement détaillé reste inconnu.

Pinus (pins)

Les pins ont été les premiers conifères à être étudiés pour l'ébauche des bourgeons à l'état reproducteur (Doak, 1935; Sacher, 1954; Duff et Nolan, 1958; Gifford et Mirov, 1960). À l'encontre des genres dont il a été question plus tôt, les pins produisent des primordiums de bourgeon axillaire à l'intérieur d'un bourgeon complexe de rameau long (BRL) plutôt que sur une pousse en élongation. Par conséquent, il est essentiel de comprendre le développement des BRL.

Le BRL est constitué d'une série de feuilles écailleuses (cataphylles) ébauchées tout au cours de la saison de croissance. La plupart des cataphylles portent un méristème axillaire qui ébauche une série d'écailles de bourgeon et qui se différencie par la suite en une pousse naine, un cône mâle ou un cône femelle, ou encore un BRL latéral. Ainsi, les bourgeons axillaires sont aussi ébauchés et différenciés tout au cours de la saison de croissance. L'époque de la différenciation est déterminée par la position dans le BRL (Doak, 1935; Sacher, 1954; Duff et Nolan, 1958; Owston, 1969; Van den Berg et Lanner, 1971; Sucoff, 1971; Curtis et Popham, 1972; Lanner et Van den Berg, 1975; Owens et Molder, 1975a, 1977b, c). Les BRL sont monocycliques, une séquence complète, ou polycycliques, deux séquences ou plus.

Les bourgeons axillaires ébauchés à la base des BRL au printemps ou au début de l'été se différencient en bourgeons de cônes mâles ou de rameaux nains au cours de l'été. Vers l'extrémité, un groupe de bourgeons axillaires se différencie en pousses naines. Les plus distaux sont ébauchés vers la fin de l'été et après une période d'ébauche des écailles des bourgeons, se différencient en BRL latéraux ou en bourgeons de cônes femelles (fig. 2,7). Chez les pins diploxylons, les BRL et de cônes femelles se différencient à la fin de l'été ou au début de l'automne dans les régions tempérées boréales (Ferguson, 1904; Shaw, 1914; Sacher, 1954; Duff et Nolan, 1958; Gifford et Mirov, 1960; Van den Berg et Lanner, 1971; Curtis et Popham, 1972; Owens et Molder, 1975a). Chez les pins haploxylons, les primordiums axillaires distaux ne sont pas déterminés avant que les BRL ne soient passés en dormance, mais se différencient immédiatement après la dormance hivernale (fig. 2,7) (Sacher, 1954; Owston, 1969; Owens et Molder, 1977b, c).

Chez les pins à BRL polycycliques, il peut se former plus d'une série de bourgeons de cônes femelles sur un BRL, mais c'est la première série qui porte

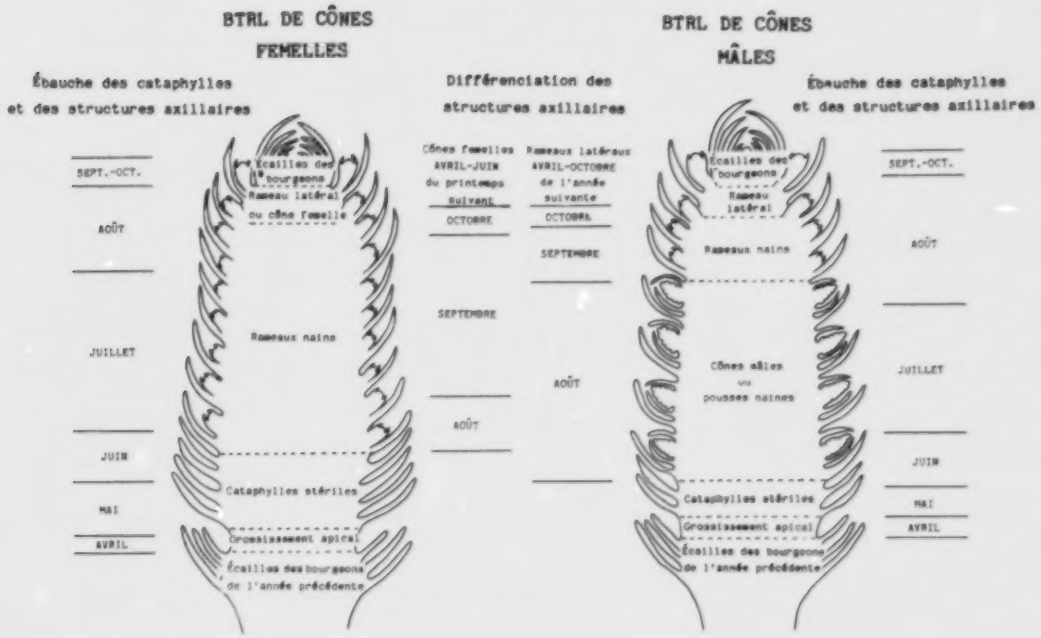


Figure 2,7. Développement du BRL monocyclique de P. monticola (haploxylon). Les colonnes de l'extrême droite et de l'extrême gauche indiquent le moment de l'ébauche des cataphylles et des structures axillaires. Les colonnes du centre donnent les dates approximatives de la différenciation de ces structures axillaires (extrait d'Owens et Molder, 1977b).

habituellement la plupart des bourgeons (Lanner et Van den Berg, 1975; Owens et Molder, 1975a; Sweet, 1979; Greenwood, 1980). Les BRL polycycliques sont trouvés sur un grand nombre de pins diploxylons et sont les plus courants sur ceux de faible latitude. Ils n'ont pas été observés sur les pins haploxylons.

Étant donné que les bourgeons au potentiel reproducteur sont déterminés tout au long d'une partie importante de la saison de croissance, leur distribution sur les rameaux et dans la cime est extrêmement variable et dépend de l'espèce, de l'endroit, de la forme de la cime, de l'âge, du climat, etc. En général, les bourgeons des cônes femelles apparaissent sur les pousses vigoureuses (Varnell, 1976) de la partie supérieure de la cime. Ils sont souvent superposés aux bourgeons des cônes mâles qui apparaissent sur des rameaux moins vigoureux. Chez certains pins diploxylons (Owens et Molder, 1975a) les deux types de bourgeons à l'état reproducteur sont trouvés sur un même BRL, la proportion de chacun pouvant varier selon la position dans la cime. Le fait que l'époque de la détermination est variable signifie que les bourgeons des cônes femelles sont arrivés à différents stades de développement au moment de la dormance, plus que chez beaucoup d'autres genres. Les bourgeons des cônes mâles ont habituellement engendré tous les microsporophylles et les microsporanges avant la dormance hivernale (Owens et Molder, 1975a, 1977b, c). Les

bourgeons des cônes femelles peuvent ne porter que quelques primordiums de bractées ou presque toutes les bractées et les écailles ovulifères, selon le temps écoulé entre la détermination du bourgeon et la dormance hivernale.

Le nombre de bourgeons floraux formés chez Pinus dépend de la vigueur du BRL, du nombre de cataphylles porteuses de bourgeons axillaires, ainsi que de la voie de différenciation prise par les bourgeons axillaires.

Cupressacées (famille du Cyprès)

L'époque et la méthode d'ébauche du bourgeon ont été déterminées seulement chez Cupressus arizonica (Owens et Pharis, 1967), Thuja plicata (Owens et Pharis, 1971) et Chamaecyparis nootkatensis (Owens et Molder, 1974b, 1984a). Chez les Cupressacées, les bourgeons à l'état reproducteur sont issus de méristèmes végétatifs. Les bourgeons ne sont pas enveloppés dans des écailles. Les cônes femelles sont en position terminale sur des rameaux latéraux courts, situés dans la partie distale de rameaux vigoureux. Les cônes mâles sont en position terminale sur des rameaux latéraux moins vigoureux. Il y a une importante superposition des cônes des deux sexes sur les branches et dans la cime. L'élongation des pousses et l'ébauche de bourgeons foliaires et axillaires se poursuivent durant presque toute la saison de croissance. La transformation de méristèmes végétatifs en méristèmes de cônes mâles est mise en train au début - fin juin chez T. plicata, et à la fin juin chez C. nootkatensis. La transformation en méristèmes de cônes femelles a lieu quatre semaines plus tard chez le premier et une semaine plus tard chez le deuxième (Owens et Pharis, 1971; Owens et Molder, 1974b, 1984a) (fig. 2,1). Seule l'ébauche des cônes mâles par suite de l'application de gibbérelline A_3 par opposition aux conditions naturelles a été étudiée chez Cupressus arizonica (Owens et Pharis, 1967). Chez les Cupressacées étudiées, tous les microsporophylles et microsporanges, bractées, écailles et ovules sont ébauchés avant que les bourgeons floraux passent en dormance à l'automne. Le fait que les bourgeons à l'état reproducteur sont en position terminale met un terme à la croissance végétative des rameaux porteurs, sauf ceux porteurs de cônes mâles chez Chamaecyparis et Cupressus. Chez ces deux derniers, en effet, un méristème axillaire est formé à la base du cône. Après l'anthèse, le cône mâle tombe et la pousse végétative s'allonge et se place en position terminale. Cette nouvelle pousse pourrait former un autre cône mâle une autre année (Owens et Pharis, 1971; Owens et Molder, 1974b, 1984a). L'ébauche du cône chez les Cupressacées est comparable à l'initiation florale de beaucoup d'angiospermes.

Autres conifères

Les autres conifères n'ont pas été étudiés, mais il est raisonnable de croire que chez la plupart de ceux des régions tempérées, les bourgeons à l'état reproducteur sont déterminés au printemps ou à l'automne précédant l'anthèse (Matthews, 1963). Il peut y avoir des cas d'exception parmi les espèces tropicales qui ont une très courte saison de dormance ou de repos et subissent peu de changements saisonniers. L'époque et la méthode d'ébauche des cônes chez une espèce constituent d'importantes contraintes sur la synchronisation des traitements destinés à assurer l'induction des cônes (chap. 4); elles sont utiles, aussi, à la compréhension des cycles de production des cônes en milieu naturel (chap. 3).

Époque et lieu d'initiation florale chez les feuillus

L'initiation florale chez les feuillus est beaucoup moins connue et elle est généralement plus complexe que celle des conifères. Ce niveau supérieur de complexité résulte de l'importante diversité des genres et de la structure hautement variable des bourgeons floraux. Jackson et Sweet (1972) ont classifié six des types les plus courants de bourgeons floraux à partir de la position (terminale ou axillaire), de la possession de pièces florales uniquement (bourgeons simples des conifères) ou de feuilles et de fleurs (bourgeons mixtes). À l'éclosion, les bourgeons mixtes produisent des pousses feuillées terminées par une fleur ou bien donnent des fleurs axillaires et une pousse terminale végétative. Outre le fait d'être monoïques ou dioïques, les feuillus portent des fleurs parfaites (hermaphrodites), ou imparfaites (unisexuée) ou bien peuvent être polygames, c'est-à-dire porter des fleurs unisexuées et bisexuées sur un même pied. Le développement floral a rarement été décrit chez plus d'une espèce par genre forestier. Plusieurs espèces appartenant à un même genre peuvent avoir une morphologie, mais non une phénologie, semblable. Tous ces faits ajoutent à la complexité de la floraison.

Certains manuels généraux de référence taxonomique (Lawrence, 1951) offrent la description anatomique de la fleur ou de l'inflorescence de certains genres. Les époques de l'anthèse et de la maturité des graines sont généralement trouvées dans le matériel de référence pour l'écologie forestière (Fowells, 1965).

Acer (érables)

Acer a un comportement reproducteur très varié, même à l'intérieur des espèces. Cela apparaît clairement chez A. pensylvanicum, dont les sujets individuels sont généralement dioïques malgré l'existence de certains individus monoïques (de Jong, 1976; Hibbs et Fischer, 1979); en général, les inflorescences sont formées de fleurs staminées (mâles) ou pistillées (femelles) seulement, mais elles peuvent loger les deux; les fleurs sont imparfaites ou rarement parfaites (mais non fonctionnellement) (Hibbs et Fischer, 1979), et les proportions par type de fleurs sur un même arbre peuvent varier d'une année à l'autre. Les bourgeons sont de type mixte chez certaines espèces (Hibbs et Fischer, 1979; Anderson et Guard, 1964), ou de type mixte et de type simple chez d'autres (Barker et al., 1982). Un certain nombre de ces variations dépend de l'âge du sujet (Hibbs et Fischer, 1979) ou d'une influence du milieu (Barker et al., 1982).

L'initiation florale se produit par la transformation d'un méristème végétatif en un méristème floral à la fin juin chez A. pseudoplatanus, mais l'époque de l'initiation florale chez les autres espèces est inconnue. Les primordiums floraux individuels sont ensuite ébauchés et prennent la forme d'appendices latéraux le long de l'axe principal de l'inflorescence (Anderson et Guard, 1964). Il n'y a pas de références concernant les variations chronologiques possibles de l'initiation florale ou l'étape du développement floral atteinte par les bourgeons en dormance hivernale. Rien n'indique que la différenciation sexuelle des bourgeons soit en rapport avec leur position dans la cime (Hibbs et Fischer, 1979; Barker et al., 1982).

Betula (bouleaux)

Betula est monoïque. L'ébauche et le développement des rameaux courts végétatifs, des rameaux longs et des inflorescences mâles et femelles chez B. papyrifera ont été décrits en détail (Caesar et MacDonald, 1983; MacDonald et Mothersill, 1983; MacDonald et al., 1984).

Les inflorescences femelles sont formées sur des rameaux courts. Ces derniers sont développés à partir de bourgeons axillaires proximaux situés sur des rameaux longs (bourgeons potentiels de rameaux courts), de bourgeons terminaux de rameaux courts ou de bourgeons axillaires situés sur des rameaux courts en floraison. Les bourgeons axillaires des rameaux courts sont ébauchés durant l'été et passent par un cycle de croissance végétative. Ce cycle végétatif peut se répéter pendant plusieurs années ou encore, le méristème du rameau court peut se transformer en un méristème d'une inflorescence femelle. La transformation des bourgeons axillés sur une pousse longue se produit après seulement un an de croissance végétative. La transformation d'un bourgeon terminal peut se produire n'importe quelle année. La transformation a lieu à la fin de juin. Avant la dormance hivernale, les bractées des inflorescences se développent et les pièces florales femelles (du gynécée) se développent partiellement aux aisselles. Les primordiums des stigmates ne sont pas ébauchés avant la fin de la dormance hivernale.

Les inflorescences mâles apparaissent sur les pousses longues. Les bourgeons des pousses longues sont ébauchés à l'aisselle des feuilles tardives en position distale sur le rameau long en élongation. Le bourgeon de rameau long différencie une feuille rudimentaire, deux ou trois feuilles embryonnaires et environ cinq primordiums plus petits qui se développent le printemps suivant en feuilles distales tardives. Les inflorescences mâles sont ébauchées en primordiums tôt en mai (avant la pousse) à l'aisselle du dernier primordium foliaire formé, ainsi qu'à l'aisselle d'une feuille de transition sur le rameau long. Les méristèmes terminaux peuvent avorter ou former des inflorescences mâles. Les bractées sont vite différenciées sur le méristème de l'inflorescence et, début juin, les primordiums des fleurons sont différenciés à l'aisselle des bractées. Les inflorescences mâles sont bien développées avant la dormance hivernale, ne sont pas enfermées dans des écailles (sont nues), et sont situées à l'extrémité des rameaux longs. Les inflorescences mâles terminales freinent l'expansion de la cime parce qu'elles réduisent considérablement la surface foliaire (Caesar et MacDonald, 1984) et empêchent le développement des pousses (MacDonald et al., 1984). Il n'y a pas de séparation nette entre les rameaux porteurs des organes mâles et les rameaux porteurs des organes femelles sur les branches ou dans la cime.

Populus (peupliers)

Les bourgeons à l'état reproducteur sont simples (Jackson et Sweet, 1972). Graf (1921) a décrit la différenciation des inflorescences staminées et pistillées. Nagaraj (1952) et Beetle (1974) ont décrit l'initiation florale. On estime généralement que ce genre est dioïque, mais on a rapporté des cas d'inflorescences monoïques et de fleurs parfaites (Lester, 1963). Les bourgeons d'inflorescences de P. tremuloides peuvent se développer en fleur pistillée, en fleur staminée ou en fleur parfaite, dont l'ébauche a lieu à différentes époques (Lester, 1963). Ils sont ébauchés à l'aisselle des feuilles dans la pousse de l'année. Ces bourgeons axillaires sont de petits

méristèmes, chacun acquérant une écaille à l'établissement de la dormance hivernale.

Les bourgeons terminaux éclatent en mai. Les primordiums axillaires ébauchent plusieurs écailles de bourgeon durant l'élongation accélérée de la pousse. Les méristèmes floraux sont différenciés vers la mi-juin (Lester, 1963; Beetle, 1974). Les primordiums des fleurs pistillées commencent à différencier des pièces florales vers la fin juin tandis que ceux des fleurs staminées commencent tôt en juillet. Sur les fleurs parfaites, les étamines sont portées de part et d'autre des primordiums du pistil, lesquels sont ébauchés un peu plus tôt. Les fleurs parfaites sont confinées à la moitié distale de l'inflorescence. Le développement florale se poursuit en septembre, de sorte que les anthères et les ovules sont bien développés dans les fleurs staminées, pistillées et parfaites avant la dormance hivernale. De courtes descriptions de l'initiation florale et des premières étapes du développement chez P. tremuloides et P. deltoides (Nagaraj, 1952) indiquent l'existence d'une phénologie semblable à celle décrite par Lester (1963) et Seitz (1958). La distribution des bourgeons floraux dans la cime ou sur les branches n'est décrite nulle part.

Quercus (chênes)

Quercus est monoïque et ses fleurs sont imparfaites (MacDonald, 1969). Les bourgeons sont mixtes, logeant des feuilles et des fleurs. Les inflorescences se forment à l'aisselle de feuilles et de bractées, et les méristèmes terminaux demeurent végétatifs (Jackson et Sweet, 1972). Le développement floral n'a été étudié en détail que chez Q. alba (Merkle et al., 1980). Le même bourgeon peut donner naissance à des inflorescences staminées et pistillées. En mai, les inflorescences staminées sont ébauchées à l'aisselle des primordiums foliaires en développement à l'intérieur des bourgeons végétatifs. La forme mi-cylindrique du chaton devient vite reconnaissable et les fleurs staminées commencent un développement acropète à la fin juin ou au début juillet. Début août, les primordiums des chatons sont distinguables au microscope, et ils sont bien développés quand ils passent en dormance au mois d'octobre. Les primordiums des inflorescences pistillées sont ébauchés à l'aisselle des trois ou quatre feuilles distales du bourgeon en juillet, mais on ne peut les distinguer des bourgeons végétatifs latéraux avant août. Une ou deux bractées sont alors formées, mais elles se développent peu avant la dormance hivernale amorcée en octobre. Le développement des fleurs pistillées reprend en mars ou au début avril et l'évolution est menée à terme en moins de trois semaines (Merkle et al., 1980).

Des époques comparables d'initiation florale ont été rapportées pour Q. alba (Turkel et al., 1955) et Q. robur (Lohwag, 1910; Romasov, 1957). Cependant, l'étape de développement atteinte à l'automne par les inflorescences pistillées peut varier d'une place à l'autre et d'une espèce à l'autre. Il n'y a pas de description de la distribution des bourgeons floraux dans la cime ou sur les branches.

Autres feuillus

Plusieurs études sur d'autres feuillus forestiers indiquent que la floraison est soumise à l'action des facteurs environnementaux et culturaux qui s'exercent vers la fin du printemps et durant l'été de l'année antérieure à celle de

l'anthèse. Parmi les espèces dont c'est le cas, mentionnons Fagus spp. (Matthews, 1955; Holmsgaard et Olson, 1960, 1961, 1966; Matyas, 1969), Fraxinus spp. (Pond, 1936), Salix spp. (Junttila, 1980) et Juglans spp. (Ponder, 1979). Ces effets laissent deviner l'époque de la différenciation du bourgeon floral. Cependant, ces observations indirectes doivent être confirmées par d'autres études dont l'objectif serait d'établir si l'initiation florale ou un stade ultérieur sont soumis aux mêmes influences. Dans la plupart des études portant sur les angiospermes ligneuses, il n'y a pas de distinction nette entre l'initiation florale et le développement floral. Ce terme <<initiation>> a été employé trop généreusement dans les articles sur les feuillus forestiers. Les articles portant sur les arbres fruitiers sont moins ambigus et confirment, en outre, que l'initiation florale et au moins les premiers stades du développement floral ont souvent lieu vers la fin du printemps ou durant l'été de l'année précédant celle de l'anthèse (Matthews, 1963).

Résumé et suggestions de recherche

La connaissance de l'époque et de la méthode d'initiation florale est utile à la détermination des facteurs environnementaux ou liés au développement qui sont susceptibles d'agir sur l'initiation florale, et à la détermination du moment le plus opportun pour pratiquer un traitement d'induction ou d'amélioration de la floraison. Il n'existe pas de facteur unique à l'origine de l'initiation florale. La règle générale qui prévoit la tenue de l'initiation florale au cours du printemps ou de l'été précédant la pollinisation vaut pour la plupart des essences forestières: certaines exceptions sont notées chez les conifères (p. ex., Pinus) et peut-être les feuillus. Les conifères ont des bourgeons simples et des fleurs unisexuées. Les feuillus ont des bourgeons simples ou mixtes et souvent des fleurs hermaphrodites. La complexité de la floraison chez les feuillus, ajoutée à l'intérêt commercial moindre de ces essences, explique pourquoi l'initiation florale des feuillus est moins connue que celle des conifères. On ne peut pas prendre pour acquis que les espèces non décrites ressemblent aux espèces qui leur sont apparentées, particulièrement dans le cas des feuillus, dont la phénoménologie est très variable.

La recherche devrait porter particulièrement sur les genres et espèces négligés jusqu'à maintenant. La compréhension de l'initiation florale doit précéder toute expérimentation sur l'induction florale et les quelques efforts consentis alors seront sans doute compensés largement par les économies de temps et d'argent réalisées au cours de l'expérimentation elle-même. Il est impossible d'évaluer une méthode d'induction florale ou d'obtenir des comparaisons interlaboratoires lorsque l'époque de l'initiation florale est inconnue. C'est ce qui apparaît à l'examen des premiers travaux explorant la relation entre certains facteurs du milieu et l'initiation florale (chap. 3) et l'induction florale (chap. 4).

Il y aurait lieu de déterminer l'époque et la méthode d'initiation florale de toute espèce de conifère ou de feuillu étudiée au cours d'un programme d'amélioration génétique des arbres ou dans un verger à graines. L'époque de l'initiation florale déterminée selon des critères anatomiques devrait être mise en corrélation avec une étape facilement observable du développement. Le pourcentage d'élongation de la pousse végétative chez plusieurs conifères a été pris comme critère. Des données chronologiques permettent d'obtenir une estimation dans le cas des arbres qui poussent dans leur aire

naturelle de distribution, mais elles perdent de valeur avec les sujets étudiés hors de cette zone ou cultivés en contenants. Les espèces ne nécessitent pas toutes des études anatomiques détaillées. Souvent, les bourgeons disséqués durant la saison de croissance livrent assez de renseignements.

Il faut distinguer l'initiation florale du développement floral subséquent. Les facteurs qui agissent dans le premier cas n'ont peut-être aucun effet dans l'autre, et inversement. Il faut savoir si le nombre de méristèmes ayant un potentiel reproducteur et si la différenciation en méristèmes floraux sont modifiés, si le taux d'avortements est abaissé ou si le développement floral subséquent est modifié. Faute de tenir ces renseignements, il y a un risque d'une prolifération d'études guère concluantes, contradictoires et non répétables.

La durée entre le moment de la différenciation biochimique et celui de la différenciation anatomique n'est connue chez aucune espèce forestière. Les méthodes immunologiques modernes utilisées pour l'étude du développement animal et, à un moindre degré, du développement végétal, pourraient être adaptées à la détection rapide de subtiles modifications moléculaires dans le méristème, longtemps avant que des différences morphologiques n'apparaissent. Cette méthode, essayée chez des angiospermes (Pierard et al., 1977, 1980), peut compléter les études biochimiques et physiologiques et permettre de dresser un calendrier précis des traitements d'induction florale.

Enfin, la terminologie devrait être uniformisée le plus possible afin d'éviter toute confusion et de faciliter la comparaison des résultats. Lors de l'initiation florale, les premières transformations sont remarquablement similaires chez les feuillus et chez les conifères, ce qui s'explique par le passage à l'état différencié d'un méristème indifférencié. On peut donc employer la même terminologie. Cependant, le développement ultérieur de chacun s'individualise à cause de différences structurelles essentielles entre les strobiles et les fleurs ou inflorescences.

CHAPITRE 3

FACTEURS DU MILIEU ET INITIATION FLORALE

Introduction

Il a été établi dans les chapitres précédents que toutes les pousses à l'état reproducteur des conifères et des feuillus sont différenciées à partir de méristèmes eux-mêmes indifférenciés ou précédemment végétatifs, mais qui traversent une phase très plastique de leur développement. Chez la plupart des espèces, celle-ci a lieu au cours de l'année antérieure à l'anthèse et dure plusieurs semaines. Durant cette période, les facteurs endogènes et les facteurs du milieu exercent chacun leur action sur la différenciation des bourgeons. Un nombre important des travaux vise à établir un lien entre les facteurs du milieu et l'initiation florale à l'intérieur d'entités géographiques ou de peuplements, et chez des sujets considérés un à un, mais il est souvent difficile de mettre de tels rapports en évidence. Ainsi existe-t-il probablement une corrélation entre la récolte des graines et les données météorologiques. Cependant, Rehfeldt et al. (1971) mettent le lecteur en garde: chaque fois qu'on tente de dégager une corrélation entre les récoltes antérieures de cônes et les relevés météorologiques correspondants, on se bute inévitablement à des problèmes d'intercorrélation entre les variables dépendantes et les variables indépendantes; ces intercorrélations nuisent à la mise en évidence des mécanismes causaux. Dans toute tentative d'expliquer les effets des facteurs du milieu, il faut envisager l'existence possible de ce type d'intercorrélation entre certains ou tous les facteurs qui interviennent dans l'initiation florale. On encourage le lecteur à consulter les articles de fond écrits par Matthews (1963), Jackson et Sweet (1972), Puritch (1972), Lee (1979), Lavender et Zaerr (1985), Lavender (1985) et Pharis et Ross (1985), chacun apportant une perspective différente.

Périodicité

Des fluctuations à long terme (la périodicité) de la production des cônes et des fruits ont été mises en évidence chez les conifères (Daubenmire, 1960; Matthews, 1962; Lowry, 1966; Eis, 1967; Van Vredenburch et La Bastide, 1969; Zasada et Viereck, 1970; Fober, 1976) et chez les feuillus (Matthews, 1955, 1963; Holmsgaard et Olsen, 1961; Matyas, 1969; Grisez, 1975). Certains genres comme Acer, Fagus, Betula, et Fraxinus (Holmsgaard, 1972; Zasada et Gregory, 1972; Grisez, 1975) produisent des semences presque chaque année, d'autres comme le pommier (Fulford, 1960) sont surtout biennaux et produisent de bonnes récoltes de graines à quelques années d'intervalle (voir Fowells, 1965). Certains genres abritent des espèces qui donnent régulièrement de bonnes productions, p. ex. Quercus rubra, et d'autres espèces qui sont bonnes ou mauvaises productrices de graines, p. ex. Q. alba (Grisez, 1975). Quoi qu'il en soit, la production de cônes, de fruits ou de graines constitue le haut point du cycle reproducteur et elle est susceptible d'être influencée par un nombre important de facteurs. Les fiches de production sont généralement compilées par peuplement et du fait même, peuvent masquer la périodicité de chacun des arbres pris individuellement. Les données sur la périodicité devraient être interprétées de manière très prudente lorsqu'elles sont mises en relation avec des facteurs environnementaux précis.

Température

Il faut un minimum de chaleur pour l'initiation florale, et ce seuil semble plus élevé que celui requis pour la croissance végétative (Matthews, 1963). Les températures estivales élevées favorisent l'initiation et le développement floral. Ce phénomène a été montré dans plusieurs genres. Linnaeus a été le premier à avancer cette idée (1751, d'après Holmsgaard, 1972) après qu'il ait observé que la chaleur (et la sécheresse) de 1748 s'était traduite en 1749 chez Fagus par une floraison plus abondante que d'habitude. Chez Fagus (Matthews, 1955; Holmsgaard et Olson, 1960; Matyas, 1969; Holmsgaard, 1972), les températures douces de juin et de juillet augmentent la production de fleurs, spécialement des fleurs mâles, tandis que les automnes frais stimulent la production des fleurs femelles. Il est regrettable que l'époque et la méthode d'initiation florale n'aient pas été déterminées chez Fagus.

L'effet de la température sur la floraison n'a pas été étudié sur d'autres genres de feuillus. Des preuves indirectes font penser que les températures supérieures à la moyenne peuvent augmenter la floraison chez les jeunes Betula; cependant, les sujets d'expérience avaient poussé sous un éclairage continuel de jours longs (Longman, 1976). La floraison accrue de Betula élevés en serre est utilisée dans des programmes de reproduction en Scandinavie. La durée de l'initiation florale chez certains feuillus est prolongée, ce qui donne assez de temps pour que la température exerce son effet sur la floraison et sur la détermination du sexe des fleurs induites. Chez certains agrumes en floraison, les températures estivales élevées inhibent l'initiation florale (Jackson et Sweet, 1972).

Chez plusieurs conifères, on a établi une corrélation positive entre les températures estivales élevées et l'initiation florale. Maguire (1956) a fondé ses travaux sur des relevés couvrant une période de 23 ans et Daubenmire (1960) a fondé les siens sur des relevés de 7 ans de la température et de la production de cônes chez Pinus ponderosa.

Maguire a pu montrer que les températures supérieures à la moyenne en avril et en mai de l'année où étaient différenciés les bourgeons à l'état reproducteur, ont conduit à de bonnes récoltes de cônes 27 mois plus tard. Il est malaisé de concilier ces résultats avec certaines observations portant sur le moment de la différenciation des bourgeons de cônes femelles, à la fin de l'été et à l'automne, chez les pins diploxylons. Au contraire, Daubenmire n'a trouvé aucun effet exercé par la température d'avril et mai, mais il a observé une bonne corrélation entre les températures supérieures à la moyenne de juin à septembre et la production de cônes.

Il existe d'autres études sur Pinus moins complètes que les précédentes et qui omettent souvent de départager l'action d'une vive intensité lumineuse et celle de la température élevée. Hagem (1917) et Fober (1976) ont formulé l'hypothèse de la nécessité des températures estivales élevées durant l'année de la différenciation des bourgeons à l'état reproducteur pour une bonne production de cônes chez P. sylvestris. Fober (1976) constata également qu'il fallait du temps chaud en avril, juillet et août de l'année précédant la différenciation des bourgeons à l'état reproducteur et il attribua ce phénomène à l'accumulation de substances de réserve qui confèrent un surcroît de vigueur à l'arbre. Il s'est dégagé une corrélation positive entre la température moyenne élevée de juillet et la production des cônes femelles (à

partir de l'étude de cônelets de un an) chez P. resinosa (Lester, 1963). Dans une revue sur Pinus, Lee (1979) parvint à la conclusion que les températures élevées durant toute la saison de croissance améliorent l'ébauche des bourgeons à l'état reproducteur. Il n'existe aucun document témoignant d'un rapport entre la différenciation et la température chez les pins haploxylons.

Chez Abies, Picea et Pseudotsuga qui ont une époque et une méthode de différenciation des bourgeons à l'état reproducteur semblables, il existe une bonne corrélation entre les températures estivales supérieures à la moyenne au moment de la différenciation et de bonnes récoltes de cônes l'année suivante. Eis (1973) a étayé sa conclusion sur des dossiers couvrant 36 ans d'observations sur A. grandis. D'autres études parviennent à des résultats semblables avec Picea (Fraser, 1958; Lindgren et al., 1977) et avec Larix (Yanagihara et al., 1960). Les études les plus complètes ont été effectuées sur Pseudotsuga (Lowry, 1966; Van Vredenburch et La Bastide, 1969; Eis, 1973). Outre la température élevée au moment de la différenciation des bourgeons à l'état reproducteur, ces auteurs ont aussi trouvé des corrélations positives entre de bonnes récoltes de cônes et du temps frais et nuageux durant l'été qui précède la différenciation des bourgeons. Il s'agit de la période de développement des bourgeons végétatifs lorsque les primordiums foliaires sont ébauchés. Les méristèmes au potentiel reproducteur sont ébauchés le printemps suivant dans les bourgeons situés à l'aisselle des feuilles ainsi formées (Owens, 1969).

Une croissance végétative vigoureuse pourrait conduire à l'ébauche d'un nombre accru de primordiums foliaires, ce qui crée davantage de lieux propices à l'ébauche de bourgeons axillaires au cours de l'année suivante.

Des températures élevées durant la période de différenciation des bourgeons à l'état reproducteur peuvent agir sur différents métabolismes de la plante, notamment la photosynthèse, le métabolisme des hydrates de carbone, l'absorption d'eau et d'éléments nutritifs, la transpiration et l'élaboration de substances de croissance. Nous connaissons peu les effets de la température sur ces mécanismes dans les arbres qui ont atteint leur maturité sexuelle. Le problème se complique quand on tente de séparer les effets produits par la température élevée de ceux de l'intensité lumineuse et de l'humidité, puisqu'il fait généralement plus frais les jours nuageux et pluvieux.

Intensité lumineuse

Les effets de l'intensité lumineuse sur la floraison sont presque toujours étudiés de manière indirecte. La floraison est mise en relation avec l'exposition de la cime, la pente, la distribution florale dans la cime et l'ombrage. En général, les branches exposées à la lumière intense ont tendance à produire plus de fleurs que les branches à l'ombre. Nanda (1962) a constaté que la floraison dans des peuplements fermés de Tectonia était confinée à la partie supérieure de la cime des arbres dominants et codominants directement exposés au soleil. La fermeture du couvert végétal chez Acer pensylvanicum modifie l'intensité lumineuse et induit un changement de sexe des fleurs produites. La plupart des fleurs sont mâles dans les peuplements ouverts, mais à mesure que la couverture se resserre, il y a de moins en moins de fleurs mâles et de plus en plus de fleurs femelles. Ceci a pour effet d'augmenter la production des semences dans un peuplement à mesure qu'il

vieillit (Hibbs et Fischer, 1979). L'éclairci s'est révélée une méthode efficace d'induction florale chez Pinus (Phares et Rogers, 1962; Halls et Hawley, 1954; Barnes, 1969; Allen, 1953; Godman, 1962; Cooley, 1970; Eldrige, 1966; Wenger, 1954; Bilan, 1960; Allen et Trousdell, 1961) et chez Pseudotsuga (Reukema, 1961).

Sarvas (1962) observa que la floraison était la plus abondante chez les sujets de P. sylvestris exposés à la lumière et que l'intensité lumineuse peut agir sur le développement des pièces reproductrices. Bróndo (1970) et Simpson et Powell (1981) ont montré que les arbres sur des pentes exposées au sud fleurissaient mieux qu'ailleurs. Dans un même ordre d'idées, une floraison est souvent plus abondante du côté sud de la cime (Winjun et Johnson, 1964; Smith et Stanley, 1969). La production de bourgeons de cônes femelles a diminué sur des branches de Pseudotsuga tenues à l'ombre (Silen, 1973), de Cryptomeria (Migita, 1960a, b) et de certains arbres fruitiers (Jackson et Sweet, 1972).

On comprend mal pourquoi l'accroissement de l'intensité lumineuse peut améliorer la floraison sur des arbres entiers ou sur des branches individuelles, mais les résultats montrent qu'il peut s'agir d'une façon commode d'améliorer l'initiation florale dans certains cas. Cela pourrait devenir un critère important de sélection et de culture des arbres pour la forme de la cime, de façon à maximiser la production des semences.

Photopériodicité

Il n'a pu être établi que la photopériodicité, la durée respective du jour et de la nuit, exerce un effet direct sur les arbres forestiers autant qu'elle ne le fait sur bon nombre de plantes herbacées. Au bout de son étude de 28 espèces du genre Pinus, Mirov (1956) est parvenu à la conclusion que ces espèces étaient indifférentes, c'est-à-dire que la floraison n'était pas modifiée par la longueur du jour. Wareing (1958) est également parvenu à la conclusion que la photopériodicité n'a pas d'effet sur la floraison chez P. sylvestris, à l'instar de Lanner (1963) qui est parvenu à la même constatation chez Pinus. Par interruption des nuits, un effet négatif a été observé chez P. attenuata (Lanner, 1963) et chez Picea glauca (Durzan et Campbell, 1979). Dunburg (1979) a émis l'hypothèse que la photopériodicité serait plus importante pour le développement que l'intensité lumineuse. Il a soumis des observations tendant à montrer que les effets du déplacement en latitude sur l'initiation florale chez Picea seraient de nature photopériodique.

Certains éléments indiquent que la photopériodicité peut agir sur le sexe des bourgeons à l'état reproducteur. Longman (1961) a trouvé que de jeunes Pinus contorta élevés dans des contenants en jours courts et à l'extérieur, formaient davantage de cônes femelles que des plantes témoins laissées à l'éclairage naturel. Cela aurait pu être attribuable avant tout à l'élongation des pousses ralentie par les jours courts (Greenwood, 1981). Selon Giertych (1967), les bourgeons des cônes mâles ébauchés en période d'éclairement prolongé par rapport à celle où les bourgeons des cônes femelles sont ébauchés, offrent l'exemple d'effets photopériodiques sur la floraison des conifères. Des variations quant au moment de la différenciation spontanée des bourgeons reproducteurs chez Thuja plicata ont conduit Owens et Pharis (1971) à considérer l'hypothèse que, si les différences de durée d'éclairement d'un jour à l'autre sont trop minces pour être perçues par l'arbre, la différence

entre l'allongement des jours (ébauche des cônes mâles) et leur raccourcissement (ébauche des cônes femelles) ne l'est peut-être pas.

Des études sur Tsuga heterophylla et sur Chamaecyparis nootkatensis (Owens et Molder, 1974a, b) ont aussi montré que les bourgeons des cônes mâles étaient ébauchés en période d'allongement des jours et que les bourgeons des cônes femelles l'étaient quand la durée des jours diminuait. Pharis et Morf (1967) ont rapporté le cas d'une floraison précoce sur des plantules de Thuga plicata âgées de quatre mois, mais traitées par des gibbérellines. Les plantules soumises à un éclairement prolongé (16 heures de lumière) formaient au-delà de six fois plus de bourgeons à l'état reproducteur que celles soumises à un éclairement court. Parmi les plantules de C. nootkatensis traitées à la gibbérelline A_3 (GA_3) pour induire la formation de bourgeons à l'état reproducteur, celles qui étaient exposées à un éclairement prolongé (16 heures) produisaient plus de cônes mâles que les autres (8 heures) (Owens et Molder, 1977f). Le besoin d'une période de jours longs a aussi été mis en évidence avec les cônes mâles de Cupressus arizonica induits par la GA_3 (Pharis et al., 1970). Chez tous les conifères où a été démontré un effet de la photopériodicité sur l'induction ou le sexe des bourgeons, on observe un décalage naturel entre l'époque de la différenciation des bourgeons de cônes mâles et celle de la différenciation des bourgeons de cônes femelles. Chez les espèces où ce décalage est inexistant, la photopériodicité agit peut-être de manière indirecte en mettant un terme à l'élongation des pousses, ce qui coïncide chez les conifères étudiés jusqu'à maintenant avec la différenciation des bourgeons à l'état reproducteur (Owens, 1980; Owens et al., 1985).

Chez les angiospermes ligneuses, la photopériodicité semble déterminer l'arrêt de l'élongation des pousses, qui correspond souvent avec l'époque de l'initiation florale (Jackson et Sweet, 1972). De cette façon, la périodicité peut agir sur l'initiation florale et le sexe des fleurs, notamment sur les espèces où les fleurs mâles et femelles sont différenciées à des moments différents. Comme c'est le cas avec les conifères, il peut être difficile de départager les effets de la photopériodicité et ceux de l'intensité lumineuse. On ne rapporte nulle part d'effets photopériodiques directs sur l'initiation florale chez les feuillus forestiers.

Humidité

En milieu naturel, on discerne mal les effets de l'humidité de ceux des autres facteurs. L'humidité réduite est fréquemment associée à l'ébauche d'un nombre accru de bourgeons à l'état reproducteur, mais cela s'accompagne généralement de températures élevées et de fortes intensités lumineuses. Plusieurs études ont montré l'existence d'une corrélation positive entre la floraison accrue et une possible disponibilité réduite d'humidité au cours du printemps et de l'été précédents, habituellement le résultat d'une faible pluviosité.

Chez Fagus sylvatica, une corrélation a été établie sur 100 ans de données entre les étés secs (et les températures élevées) et la production accrue de semences (Holmsgaard et Olsen, 1960). Par contre, Matthews (1955) n'a pas décelé de rapport significatif entre la taille réduite des semences et les précipitations. Depuis, des expériences sur la production en semences des hêtres ont montré que l'alimentation en eau exerce des effets indépendants de ceux de la température (Holmsgaard et Olsen, 1961, 1966; Holmsgaard, 1972). Holmsgaard et Olsen (1966) ont pris des greffons de hêtres cultivés en pots,

qu'ils ont exposés à la sécheresse à de différentes époques; ils ont observé que le dernier traitement estival, le plus long, a donné la meilleure récolte. A part les revues de Matthews (1963) et de Jackson et Sweet (1972), la documentation récente n'apporte rien de nouveau à propos de l'effet de la température sur la floraison des feuillus forestiers.

Les conifères ont été mieux étudiés. En général, des corrélations positives ont été établies entre les faibles précipitations printanières ou estivales, à l'époque de la différenciation des bourgeons à l'état reproducteur, et la production subséquente de cônes. Il est regrettable que le moment précis de la différenciation n'ait pas été connu ou retenu dans bon nombre de ces études. C'est ce qui a conduit à certains résultats contradictoires. En outre, les résultats de bon nombre d'expériences faisant intervenir un stress d'origine hydrique sont masqués par l'application d'autres traitements.

Zahner et Stage (1966) ont étudié chez Pinus monticola le rapport entre la numération des cônes femelles à différents degrés de maturité et les niveaux moyens quotidiens des stress hydriques, sur une période de 18 ans (Rehfeldt et al., 1971). Ils ont observé que l'important stress du début de l'été, deux ans avant l'émergence des cônes, correspondait à des numérations élevées de cônes. À l'inverse, d'importants déficits à la fin de l'été précédant l'émergence des cônes ont nui à la production de ceux-ci. C'est l'époque où ce qui deviendra le bourgeon du cône femelle et celui des rameaux latéraux longs est ébauché (mais n'est pas encore différencié) chez les pins haploxylons (Owens et Molder, 1977c). Encore une fois, il est regrettable que les déficits d'eau n'aient été calculés qu'entre juin et septembre (Rehfeldt et al., 1971), à l'exclusion du début du printemps lorsque se différencient les bourgeons des cônes femelles chez les pins haploxylons (Owens et Molder, 1977c).

Chez P. palustris, un pin diploxylon, les précipitations abondantes du printemps activaient la formation des bourgeons des cônes femelles lorsqu'il y avait d'abondantes précipitations au début de l'été dans l'année de différenciation des bourgeons à l'état reproducteur. La floraison était toujours améliorée par les précipitations abondantes en juin. Elle l'était aussi par les précipitations de juillet à moins que le printemps n'ait été très sec (Shoulders, 1967). L'interprétation de ces données est nettement compliquée par le fait qu'il y avait eu application d'engrais et par le fait que les données ne tiennent pas compte des traitements de la fin de l'été et de l'automne, alors que les bourgeons des cônes femelles sont différenciés chez les pins diploxylons (Owens et Molder, 1975a). Une corrélation entre les facteurs météorologiques et les récoltes de semences de P. sylvestris a conduit Fober (1976) à la conclusion qu'il y avait le plus de bourgeons de cônes femelles ébauchés les années que le printemps avait été sec et ensoleillé (mars et avril) et que l'été avait été chaud et ensoleillé (juillet). L'analyse minutieuse des données ne révèle pas de corrélation entre les précipitations prises comme facteur unique et la production des cônes femelles durant la fin de l'été, époque où les bourgeons des cônes femelles sont différenciés chez les pins diploxylons. Par conséquent, il est difficile d'étendre à d'autres groupes les constatations rattachées aux effets de l'humidité sur l'ébauche des cônes femelles chez les pins diploxylons ou haploxylons.

Chez Picea abies, les étés chauds et secs accroissent normalement la production des bourgeons de cônes femelles (La Bastide et Van Vredenburch, 1970; Eriksson et al., 1975; Lindgren et al., 1977). Cependant, Sarvas (1957) a étudié les données météorologiques de 55 ans et il a constaté qu'il y avait beaucoup d'années de températures estivales élevées et de sécheresse estivale qui n'étaient pas suivies par d'abondantes récoltes de cônes de P. abies. Il a tiré la conclusion que le facteur de la température et de la sécheresse n'était pas un facteur décisif, mais plutôt accessoire, pour la différenciation des bourgeons des cônes femelles. Chez Abies grandis et Pseudotsuga menziesii, un mois d'avril pluvieux 16 mois avant la maturation des cônes (au début de la période d'élongation des rameaux sur lesquels les bourgeons des cônes femelles apparaissent), et un mois de juin chaud, sec et ensoleillé (au commencement de la différenciation des bourgeons à l'état reproducteur) ont conduit à une plus grande abondance de cônes femelles que de cônes mâles (Eis, 1973). Lowry (1966) a également établi une corrélation positive entre les précipitations abondantes du printemps (deux à trois mois avant la différenciation des bourgeons des cônes à l'état reproducteur) et la production accrue de cônes femelles chez P. menziesii, mais aucune corrélation avec un été sec durant la détermination des cônes femelles. Van Vredenburch et La Bastide (1969) ont montré qu'il existait une corrélation entre la production accrue de cônes femelles et du temps ensoleillé, chaud et sec durant les mois de juin et juillet de l'année de la différenciation des bourgeons chez P. menziesii. Fraser (1958) rapporte que dans les peuplements naturels, le stress hydrique des emplacements secs était suffisant pour freiner la croissance radiale, mais n'affectait pas la production des cônes femelles de Picea glauca. C'est ce qui lui a permis de conclure que l'humidité était un facteur d'importance secondaire pour la floraison.

Quand les précipitations sont prises comme facteur unique, les données ne permettent généralement pas de dégager de corrélation positive constante entre les faibles précipitations au moment de la différenciation des bourgeons à l'état reproducteur et l'accroissement de la production florale. Certaines corrélations positives observées avant la détermination du bourgeon peuvent apparaître à la suite de l'activation de processus métaboliques qui stimulent l'ébauche des bourgeons indéterminés, favorisent leur développement hâtif ou les préparent à devenir des bourgeons à l'état reproducteur. Des données encore plus concluantes sur l'effet de l'humidité sur l'initiation florale nous proviennent d'expériences où l'alimentation en eau des arbres est régie et où le stress hydrique est mesuré. Ces expériences montrent que la pénurie d'eau et le stress hydrique correspondant exercent un effet promoteur accentué sur la production florale. Il sera question de cela au chapitre 4.

Sels minéraux nutritifs

Peu d'études ont directement porté sur les sels minéraux nutritifs, mais des observations sont glanées dans différents rapports. Tous facteurs égaux, les arbres qui ont pris racine dans des sols fertiles produisent plus de semences que les autres (Matthews, 1963). Cependant, peu d'études sur la concentration en éléments nutritifs font la distinction entre les effets sur l'initiation florale, ceux sur la production des semences et ceux sur la qualité. Nemec (1956) a montré que la production de la faîne chez Fagus sylvatica nécessitait la consommation d'éléments nutritifs en quantité considérable et qu'un appauvrissement du sol, accompagné de son acidification, conduisait à la

réduction ou même à la suppression des semences. En Finlande, la floraison et la production de semences chez Pinus sylvestris étaient supérieures lorsque les arbres avaient pris racine dans les sols fertiles (Sarvas, 1962). Dans le rapport en question, il est mentionné que la production des cônes mâles par les arbres sur les terrains fertiles était quatre fois plus abondante que celle des arbres poussant sur des sols pauvres. Crocker (1973) a remarqué que la récolte des semences chez P. palustris était améliorée par la fertilité accrue des emplacements. Cette dernière est en partie fonction de la végétation au sol. Azniev (1970) observa que la présence de lupin dans les plantations de P. sylvestris conduisait à une production de cônes plus hâtive et plus abondante qu'ailleurs.

Apparemment, les éléments nutritifs les plus importants pour la floraison sont l'azote (N) et le phosphore (P) (voir l'article de fond de Jackson et Sweet, 1972), mais leur rôle précis, s'il existe, n'est pas évident. La plupart des renseignements à ce sujet proviennent d'expériences où l'application de P et spécialement de N stimule parfois la floraison, mais la forme sous laquelle N est appliqué et le moment de l'application sont également importants. Nous reviendrons sur cette question au chapitre 4.

Les effets des autres éléments minéraux ne sont pas aussi bien connus. On a rapporté une réduction de l'initiation florale lorsqu'il y a une déficience en cuivre chez les pommiers et les poiriers (Wallace, 1961); une corrélation positive a été établie entre la teneur en calcium de Fraxinus et la formation de rameaux fruitiers et de bourgeons floraux (Perfil'ev, 1962). Les carences en calcium et en magnésium peuvent réduire la floraison chez Cryptomeria (Lyr et Hoffman, 1964). On imagine sans peine que de nombreuses carences en éléments nutritifs ont des effets adverses sur la floraison et la production des semences.

Autres facteurs

Via le stress ou les blessures, plusieurs facteurs peuvent nuire ou, au contraire, activer l'initiation florale. Après avoir subi des blessures, les arbres ont souvent pour réaction une reproduction sexuelle accrue qu'on peut qualifier de récolte due à un stress (Bróndo, 1970). Il existe différentes façons d'infliger ces blessures qui conduisent à ce type de récolte.

Il a été rapporté que les dommages causés par des gelées tardives favorisent les récoltes de cônes chez Larix l'année suivante (Wachter, 1959, 1962). Ebell (1971) rapporte avoir observé la production accrue de cônes chez Pseudotsuga menziesii après qu'une gelée en novembre ait causé des lésions qui ont annelé les arbres à différents degrés. Toute forme d'annélation peut induire l'apparition d'une récolte due à un stress en entravant sans doute la circulation vers le bas des hydrates de carbone dans le phloème. Cela se traduit souvent par une différenciation accrue des bourgeons à l'état reproducteur l'année suivante. Les blessures causant un certain degré d'annélation peuvent avoir diverses origines, par exemple, la coupe de bois, les incendies, les insectes, les mammifères et la maladie. L'annélation comme traitement culturel visant à induire la floraison sera étudiée au chapitre 4.

Il a été rapporté que le gemmage diminuait la production de cônes chez Pinus sylvestris (Vornov, 1962), et aussi qu'elle l'augmentait (Philippis et al., 1966). Dans le deuxième cas, l'augmentation initiale, peut-être le

résultat de l'annélation partielle, était suivie d'une production réduite de cônes.

Avant le début mai, la défoliation stimulait l'ébauche des cônes mâles chez P. sylvestris, mais n'avait aucun effet sur le développement des rameaux (Giertych, 1970). Cet auteur a formulé l'hypothèse que la vigueur réduite des pousses favorisait la différenciation des bourgeons de cônes mâles. Certains rapports établissent une relation entre la défoliation naturelle (par les insectes) et la production accrue de cônes. Le dépérissement de la cime de Betula a augmenté la production des semences. (Kessler, 1969).

L'endommagement des racines par la coupe du bois, les travaux de voirie, les travaux d'excavation et la maladie peuvent stimuler l'ébauche des bourgeons à l'état reproducteur. Cela a été rapporté pour Sequoia sempervirens (Muelder et Hansen, 1961) et Picea abies (Starcenko, 1964); il s'agit d'un phénomène bien connu des forestiers. L'endommagement des racines peut avoir pour effet de diminuer l'absorption d'eau, ce qui se traduit par un stress hydrique dans l'arbre. L'application d'un stress hydrique par l'élagage des racines comme traitement visant à induire la formation de cônes femelles, sera étudiée au chapitre 4.

Les récoltes dues à un stress peuvent paraître contreproductives pour l'arbre pris individuellement. L'accaparement d'une quantité limitée d'énergie par les structures reproductrices peut se traduire à son tour par un nouveau stress menant à la mort de l'arbre. Cependant, c'est un phénomène qui présente de grands avantages pour la survie de l'espèce.

Influence des cycles endogènes

Le fait qu'il n'existe pas de corrélation positive constante entre les facteurs du milieu et la production des semences tient souvent à l'incapacité des arbres à former des cônes, des fruits ou des semences malgré la différenciation accrue des bourgeons à l'état reproducteur. Il est une autre question dont il faut tenir compte: les cycles endogènes. Malgré une compréhension imparfaite de toutes les causes physiologiques de la différenciation des bourgeons à l'état reproducteur, nous savons qu'il n'y a pas de récoltes abondantes de fruits ou de cônes deux années de suite sur un même arbre fruitier ou forestier. Une récolte abondante est généralement suivie d'une récolte insignifiante ou même n'est suivie d'aucune récolte. La raison, c'est que pour la plupart des espèces, le moment de la différenciation des bourgeons à l'état reproducteur coïncide avec la période de croissance la plus rapide des fruits ou des cônes, qui capturent de grandes quantités d'éléments nutritifs (Kozlowski et Keller, 1966). Par conséquent, l'élongation des pousses et le développement des bourgeons à l'état reproducteur sur ces pousses sont inhibés par les fruits et les cônes en développement (Allen et Owens, 1972; Powell, 1977a; Owens, 1984b).

Une part considérable d'énergie passe dans les structures reproductives. Chez les sujets de Pinus radiata à maturité, le pollen, les cônes et les graines constituent 16 % du poids total sec de l'arbre (Fielding, 1960). Des minéraux et l'azote sont aussi accumulés en quantité appréciable dans les fruits et les semences (McKee, 1958; Bell et Childers, 1954; Dickman et Kozlowski, 1969a, b). Chez P. resinosa (Dickman et Kozlowski, 1970), le transport et l'incorporation d'un photosynthétat marqué au ^{14}C ont été

observés principalement dans les cônes de deuxième année et, par ordre décroissant, dans les aiguilles des rameaux terminaux, les aiguilles des rameaux latéraux, les entre-noeuds des rameaux terminaux, les entre-noeuds des rameaux latéraux et le bois de un an. Les bourgeons à l'état reproducteur de Pinus se différencient à partir de méristèmes axillaires situés dans les régions internodales des bourgeons de rameaux longs terminaux et latéraux, qui ne sont pas des réservoirs importants des produits d'assimilation. Chez d'autres membres des Pinacées aussi, les rameaux porteurs (Loach et Little, 1973) et les cônes femelles (Ching et Ching, 1962) sont des réservoirs primaires des produits de la photosynthèse, aux dépens des rameaux en élongation sur lesquels sont différenciés les bourgeons à l'état reproducteur. Nous ignorons toujours l'action des fruits et cônes en développement sur les régulateurs de croissance dans les rameaux en élongation et dans les bourgeons en développement.

Il semble falloir un an ou plus après une récolte importante pour que les arbres récupèrent. Peu importe les conditions favorables, les facteurs du milieu parviennent rarement à contrecarrer les effets d'une récolte abondante; il n'y a pas de récoltes consécutives. Ainsi, même quand les facteurs du milieu sont idéaux, il n'existe pas nécessairement de corrélation entre eux et une récolte abondante. En outre, une fois l'arbre remis d'une récolte abondante, il se peut que les facteurs du milieu améliorent une récolte modérée à abondante, même s'ils ne sont pas optimaux. Un autre facteur peut modifier les corrélations observées à l'intérieur d'un peuplement ou d'une région; il s'agit du synchronisme accidentel d'un nombre important d'arbres qui ont chacun leur propre périodicité. Ce synchronisme allié à des conditions environnementales favorables peut se traduire par des récoltes exceptionnelles observées à l'occasion chez de nombreuses espèces dans une région et à une année donnée. Il ne fait pas de doute que les facteurs du milieu ont beaucoup d'influence, mais il n'est pas exclu qu'aucune étude à caractère définitif soit jamais possible, à cause de la multitude des interactions encore mal comprises entre les facteurs exogènes et les facteurs endogènes.

Résumé et suggestions de recherche

Dans la plupart des cas, l'étude des effets du milieu sur la reproduction des arbres forestiers a été effectuée sans que le moment natural de l'initiation florale soit connu et sans qu'une distinction nette soit établie entre les facteurs qui agissent sur l'ébauche du bourgeon, ceux qui agissent sur la différenciation et ceux qui agissent sur le développement subséquent, en passant par toutes les étapes jusqu'à l'arrivée à maturité du cône ou du fruit. Il ne faut pas se surprendre de ce que beaucoup de corrélations apparentes ne puissent être expliquées sur le plan du développement ou sur le plan physiologique et de ce que beaucoup de corrélations prévues ne se vérifient pas. Les cycles reproducteurs, qui mettent le plus souvent deux ans ou plus entre l'initiation florale et la dissémination des semences, ne se prêtent pas à ce genre d'analyse. Néanmoins, certaines généralisations sont possibles concernant les facteurs qui agissent sur l'initiation florale. On sait que celle-ci est généralement favorisée par de fortes intensités lumineuses et une température élevée, par de faibles précipitations et une faible humidité du sol et par une grande fertilité du sol, avant ou au moment de la différenciation du bourgeon. Beaucoup de phénomènes naturels qui se trouvent à exercer des stress dans les arbres sont aussi susceptibles de favoriser la floraison.

Dans des conditions naturelles, il est presque impossible de discerner quoi que ce soit parmi les interactions de tous ces facteurs. Le cycle endogène naturel des arbres, et peut-être des peuplements ou des populations régionales, s'ajoute aux interactions complexes entre tous les facteurs précités. Il n'est pas exclus que les facteurs du milieu servent à synchroniser tous ces cycles.

Les travaux visant à dégager les corrélations entre la floraison et les facteurs du milieu risquent d'avoir une importance marginale. Malgré le développement accéléré des méthodes statistiques et de la puissance des ordinateurs, nous ne disposons toujours pas de bonnes données à long terme sur les conditions météorologiques et les récoltes par région. Nous ne savons toujours pas comment un facteur isolé, p. ex. la sécheresse, agit sur la physiologie de l'arbre et sur l'initiation florale. Ainsi, nous ne pouvons pas espérer parvenir à trier toutes les interactions complexes liant tous ces facteurs. Une recherche qui pourrait se révéler utile serait celle qui porte sur les effets des facteurs pris un à un sur la physiologie et le développement d'arbres dont la croissance se fait dans des conditions contrôlées. De petites boutures racinées plutôt que des greffons ou des semis fournissent des clônes physiologiques qui se prêtent bien aux travaux en environnement contrôlé. Au moyen de ces arbres, les chercheurs pourraient étudier de façon détaillée les plus importants facteurs (p. ex. la température, la lumière, la sécheresse) qui influencent l'évolution du système reproducteur. Ce pourrait être une tâche ardue que de coordonner l'étude du développement (et d'interpréter les résultats) en fonction de l'abondance variable des régulateurs de croissance endogènes, des hydrates de carbone et peut-être de certains acides aminés qui participent au développement de l'appareil reproducteur. Des techniques analytiques réalisables sur des fragments de tissus sont à la veille d'être perfectionnées. On dispose maintenant des chercheurs, du matériel, des techniques et du matériel végétal de plusieurs espèces pour réaliser ce type de recherche.

CHAPITRE 4

INDUCTION FLORALE ET OPTIMISATION DE LA FLORAISON

Introduction

Chez les juvéniles et les autres arbres qui ne sont pas dans une période de reproduction active, l'induction florale et l'optimisation de la floraison par des traitements culturaux sont des instruments utiles dans les programmes d'amélioration génétique des arbres et pour la production des semences utilisées à des fins de reboisement. La plupart des traitements culturaux s'accompagnent d'une certaine modification des facteurs du milieu décrits au chapitre 3. Dans bon nombre de cas, l'application de ces traitements aux arbres de grande taille n'est pas facile, non plus que le contrôle et la possibilité de répéter les expériences sur le terrain. En outre, il est impossible de garder uniformes toutes les conditions de terrain pendant la durée des études. Par conséquent, la plupart des essais d'induction des cônes et d'optimisation de la floraison ont donné des résultats peu concluants car masqués par l'interaction de plusieurs variables. Les petits arbres en contenants (empotés), génétiquement uniformes et cultivés en milieu contrôlé forment un matériel de meilleure qualité pour la détermination de l'importance relative des traitements pris séparément et pour faire ressortir les interactions.

Traitements par engrais

L'application d'engrais azotés constitue l'un des traitements les plus anciens et les plus répandus pour l'induction et l'optimisation de la floraison. Matthews (1963) a revu les traitements les plus anciens et en a fait la critique en termes du rapport du carbone à l'azote (C/N). Puritch (1972) a préparé une revue des applications expérimentales d'engrais sur des conifères jusqu'en 1970. Jackson et Sweet (1972) ont aussi examiné la documentation sur les traitements aux engrais azotés et phosporés des arbres fruitiers et des feuillus et conifères forestiers. En outre, ils ont rapidement examiné les autres éléments nutritifs. Brazeau et Veilleux (1976) ont préparé une bibliographie annotée des effets des engrais sur la production des cônes et semences. Plus récemment, Lee (1979) a revu la question de la fertilité des emplacements et des effets des traitements aux engrais sur l'induction des cônes, notamment chez Pinus.

Depuis la parution des revues de Puritch (1972) et de Jackson et Sweet (1972), plusieurs articles sur les traitements aux engrais ont paru, mais n'ont pas été décrits dans d'autres revues. Au lieu de l'examen détaillé de tous ces rapports, l'annexe 1 donne une liste des espèces traitées, des traitements, des dates quand elles sont mentionnées, des effets sur la floraison et des références pertinentes. Cela comprend toutes les références mentionnées par Puritch (1972) ainsi que des articles plus récents. Certains commentaires d'ordre général sont donnés ci-dessous.

Pour différentes raisons, l'application d'engrais conduit à toutes sortes de résultats. Par exemple, les engrais ont été appliqués à différents moments de l'année, souvent sans attention au moment naturel de l'initiation florale. À moins que l'engrais ne soit appliqué un certain temps avant l'initiation florale pour pouvoir agir, les résultats seront probablement négligeables.

Plusieurs traitements appliqués durant la période d'éclatement des bourgeons végétatifs (Stoate et al., 1961; Ebell, 1972b) ont eu pour effet d'accroître la production des cônes de Pseudotsuga. Les applications qui avaient lieu deux semaines avant ou après le débourrement sont restées sans effet. Avec Picea, les traitements printaniers (Holst, 1971) et estivaux (Remrod, 1972) sont les plus efficaces.

À différentes époques de l'année, des engrais ont été appliqués à plusieurs espèces de pins diploxylons, avec des résultats variables (annexe 1). Par exemple, Schmidtling (1974, 1975) a pu favoriser la floraison des cônes femelles chez Pinus taeda en appliquant l'engrais à la fin de l'été; il a attribué les résultats au fait d'avoir choisi la période de différenciation des bourgeons des cônes femelles pour appliquer le traitement. D'autres applications d'engrais ont produit une floraison accrue chez le pin, même si le moment du traitement ne coïncidait pas avec celui de la différenciation des bourgeons à l'état reproducteur (Greenwood, 1977; Heidmann et al., 1979). Ce sont des résultats comme ceux-là qui ont conduit Sweet et Hong (1978) à formuler l'hypothèse que l'effet principal de l'azote par rapport à la production accrue de cônes chez les pins, serait de causer le grossissement de la cime et de multiplier ainsi le nombre de lieux potentiels d'ébauche des bourgeons à l'état reproducteur.

Il y a peu d'articles sur le traitement aux engrais des pins haploxylons et il n'est fait mention nulle part d'une floraison accrue par suite de l'application d'engrais comme traitement unique. Dans une étude préliminaire, Schubert (1956) avait rapporté une augmentation du nombre de cônes chez P. lambertiana après l'application d'engrais. Le meilleur accroissement du nombre de bourgeons femelles de P. monticola a été obtenu avec l'application d'engrais le 30 avril de l'année de l'anthèse, par opposition au 27 mai (Barnes et Bingham, 1963). Des traitements encore plus hâtifs auraient peut-être mieux coïncidé avec le moment de la différenciation des bourgeons des cônes femelles (Owens et Molder, 1977c). Cependant, les résultats sont brouillés parce que les traitements venaient à la suite d'autres traitements pour la dissémination et d'une irrigation accrue durant l'année précédente. Les traitements à l'engrais et l'exposition aux températures élevées ont induit la formation de bourgeons de cônes mâles et femelles chez P. strobus et chez un hybride (Barnes et Bingham, 1963).

En France, Le Tacon et al. (1977) ont provoqué avec des engrais la formation d'un nombre accru de fleurs mâles et femelles chez le hêtre (Fagus sylvatica); les effets se faisaient toujours sentir après trois ans. Il semble s'agir d'une réponse de tout l'organisme, la vigueur accrue des sujets, plutôt que d'un effet exercé sur l'initiation florale. Aucun article n'a paru sur l'effet des engrais précisément sur l'initiation florale des feuillus forestiers. Jackson et Sweet (1972) fournissent une description des effets d'engrais sur l'initiation florale de plusieurs arbres fruitiers.

Lors de la plupart des expériences avec des engrais, la teneur en matières nutritives du sol forestier n'avait pas été mesurée avant les traitements; c'est ainsi que les carences restaient inconnues et que la quantité comme le choix des matières nutritives ajoutées pouvait être suffisants ou pas. Cette situation peut conduire à des résultats infiniment variables chez différentes espèces et en différents emplacements. Les récoltes de cônes femelles peuvent être accrues simplement par l'augmentation de la fertilité

du sol, ou l'index, comme il a été montré chez P. sylvestris (Sarvas, 1962) et chez P. palustris (Croker, 1973a).

Le type d'engrais est également important. C'est ainsi que chez Pseudotsuga menziesii, l'azote de l'ammoniaque n'a pas induit la formation de bourgeons à l'état reproducteur, alors que l'azote du nitrate a multiplié la production des cônes femelles par 7 (Ebell et McMullan, 1970) et par 10 (Ebell, 1972a). Malgré l'effet observé, l'accumulation de l'azote total dans les bourgeons et le feuillage était la même (Ebell, 1972a). L'azote de l'ammoniaque faisait augmenter l'azote des protéines totales, tandis que l'azote du nitrate faisait augmenter la concentration des acides aminés, particulièrement l'arginine et la lysine. Ebell (1970) est parvenu à la conclusion que les différentes réactions sont indépendantes de la disponibilité ou du taux d'absorption de l'azote sous les deux formes ainsi que d'une meilleure alimentation en substances minérales, mais qu'elles apparaissent à la suite de l'accomplissement par des voies chimiques précises, à des moments critiques, de modifications dans le type de métabolisme de l'azote. Barnes et Bengston (1968) ont trouvé que le NH_4NO_3 comme engrais doublait le nombre de bourgeons ébauchés et faisait augmenter la concentration d'arginine libre, d'acides aminés totaux libres et d'azote total dans les brindilles, et l'azote total dans les feuilles de P. elliotti. L'annexe 1 fait ressortir clairement, à partir de l'examen des nombreuses références, que la forme d'azote requise pour obtenir les meilleurs résultats possibles varie d'une espèce à l'autre. De plus, chez Pseudotsuga, l'application d'engrais optimise l'ébauche de cônes seulement dans les bonnes années et elle reste assez peu efficace durant les autres (Steinbrenner et al., 1960; Ebell, 1972b). Dans bon nombre d'études, la forme sous laquelle l'azote est utilisé n'est pas précisée. Souvent, d'autres minéraux comme le phosphore (P) et le potassium (K) sont appliqués avec l'azote, ce qui masque leurs effets respectifs. Ebell (1962) n'a pas obtenu de résultats par suite d'applications de P et de K à Pseudotsuga, mais Giertych (1973) rapporte une production accrue de cônes chez Pinus sylvestris après l'application d'engrais au K. Il peut falloir certaines concentrations de P pour obtenir des fleurs mâles chez P. radiata (Sweet et Will, 1965) et chez Cryptomeria (Lyr et Hoffman, 1964). Jackson et Sweet (1972) ont conclu à la difficulté de comprendre le rôle du P dans la floraison des arbres fruitiers.

L'application d'engrais peut changer le sexe des cônes ébauchés. Lee (1979) se demande si la formation d'un nombre plus grand de cônes femelles que de cônes mâles ne témoigne pas de besoins différents en N pour la détermination du sexe. Cependant, la plupart de ses exemples ont trait à Pinus, où l'ébauche des bourgeons mâles et femelles a lieu à différentes époques. La vigueur des pousses (Varnel, 1976), l'exposition de la cime (Sarvas, 1962) et des carences minérales (Sweet et Will, 1965) ont aussi été associées à la détermination du sexe des cônes. Bref, il n'y a pas d'indication nette de l'effet des engrais sur la détermination du sexe des cônes.

L'humidité et d'autres facteurs du milieu peuvent moduler l'action des engrais. Les précipitations qui surviennent après une application d'engrais peuvent neutraliser les effets bénéfiques sur la production des cônes (Ebell, 1972b). Beaucoup d'interactions ont été mises en évidence entre l'application d'engrais, l'élagage des racines et d'autres traitements qui créent des stress hydriques.

Annélation, cerclage et étranglement

Ces traitements par infliction de blessures ont longemps été utilisés avec succès pour induire la floraison des arbres fruitiers (voir Holmes et Matthews, 1951), des conifères (annexe 2), et d'au moins un feuillu (Pond, 1936). Avec ces traitements, l'objectif est d'augmenter la concentration des hydrates de carbone dans la cime en nuisant à leur transport vers le bas. Il s'agit d'une conséquence dérivée de la notion originale de Klebs (1910), selon laquelle les conditions qui favorisent l'assimilation du carbone et qui limitent l'absorption des éléments nutritifs du sol améliorent la floraison. La théorie de Kraus et Kraybill (Kraus, 1925) sur le rapport du carbone à l'azote faisait supposer qu'un rapport élevé C/N dans la plante (forte concentration de C) favorise la floraison et qu'un rapport faible (forte concentration de N) favorise la croissance végétative. Quelques expériences viennent confirmer cette théorie, mais beaucoup d'autres l'infirment.

L'annélation de Cryptomeria japonica et de Larix leptolepis a eu pour effet l'augmentation de la quantité d'hydrates de carbone et la diminution de la quantité d'eau et d'azote dans les pousses, ce qui a conduit à une hausse marquée du rapport C/N et a amélioré la floraison (Hashizume, 1970). Certains contestent la signification du rapport élevé C/N pour la floraison et sont d'avis qu'il s'agit d'une conséquence plutôt que d'une cause de la floraison (Kramer et Kozlowski, 1960; Ebell, 1971). Sauf exception (Hashizume, 1970; Ebell, 1971), les articles ne rapportent que l'effet sur la floraison et n'établissent pas de lien avec les variations observées de la concentration des hydrates de carbone. Il est difficile de défendre la théorie du rapport C/N lorsque les engrais azotés peuvent considérablement améliorer la floraison et faire augmenter la concentration d'azote sous différentes formes dans les tissus. On ne sait pas très bien comment elles agissent, mais l'annélation et l'étranglement constituent de bonnes aides à l'induction florale.

Les résultats varient selon l'époque du traitement, la méthode d'annélation ou d'étranglement et l'emploi de traitements adjuvants. Les résultats les plus probants ont été obtenus lors d'essais sur des Pseudotsuga menziesii à deux tiges, la deuxième servant de témoin. À toutes les semaines entre avril et la mi-juillet, d'autres arbres ont subi l'annélation afin que soit déterminée l'époque optimale de traitement (Ebell, 1971). La récolte des cônes a été meilleure sur la tige annélée des arbres à deux tiges que sur la deuxième tige, et il a été déterminé que la meilleure époque pour le traitement se situait à environ un mois avant l'éclosion des bourgeons végétatifs. C'est plusieurs semaines avant la différenciation anatomique des bourgeons (Owens, 1969), mais cela laisse encore assez de temps pour que le traitement soit efficace. Melchior (1960) a observé que l'annélation de L. leptolepis jusqu'à la fin mai favorisait la floraison de l'année suivante, tandis que le même traitement pratiqué après juin favorisait la floraison de la deuxième année. Il conclut avec justesse que ces résultats étaient obtenus parce que les cônes sont ébauchés en juin. La différenciation des bourgeons à l'état reproducteur a lieu à la mi-juin chez L. occidentalis (Owens et Molder, 1979b). Beaucoup d'autres essais d'annélation et d'étranglement ont été effectués, mais avec moins de rigueur chronologique, et les résultats ont été mesurés seulement par numération des cônes mûrs.

Les effets sur l'induction des cônes et les dommages causés aux arbres varient selon la façon de pratiquer l'annélation (Cade et Hsin, 1977; Shearer

et Schmidt, 1970) et l'étranglement (cerclage). Les encoches étroites (2,5 cm) et superposées donnent de bons résultats et cicatrisent bien, mais les traitements répétés peuvent se révéler nocifs lorsque les arbres doivent servir à la production à long terme des cônes. Melchior (1961b) observa que la présence de branches en-dessous du niveau d'annélation était nécessaire à la survie de greffons de Larix âgés de six ans. Ebel (1971) a recommandé d'utiliser l'annélation comme technique auxiliaire lorsque d'autres traitements se révèlent inefficaces. L'annélation des branches a été pratiquée avec succès (Stephens, 1964) et s'offre comme solution de rechange quand une production limitée de cônes est requise.

L'étranglement au moyen de diverses techniques entrave le transfert temporairement, mais considérablement; toutefois, les résultats sont inférieurs dans l'ensemble à ce qu'ils sont avec l'annélation. Le peu de réactions à l'étranglement peut être le produit de la restriction imparfaite, lente du transport, donc mal synchronisée, (Ebell, 1971). La floraison a été améliorée par étranglement chez plusieurs conifères et chez Fraxinus nigra (Pond, 1936). Par contre, beaucoup de résultats négatifs ont aussi été rapportés (annexe 2) et dans un article (Bilan, 1960), il est rapporté que des effets néfastes causés par la malnutrition au niveau racinaire ont été observés.

Stress hydrique

On connaît depuis longtemps l'effet du stress hydrique naturel sur l'induction florale, et de nombreuses tentatives d'induire la floraison ont été faites avec différents traitements culturaux (annexes 3 et 4), notamment l'irrigation contrôlée, la sécheresse provoquée et l'élagage des racines. Non seulement la pénurie d'eau a-t-elle stimulé la floraison, mais chez certains pins, l'arrosage entre mars et novembre a conduit à la production accrue de cônes staminaux la saison d'après (Barnes et Bingham, 1963; Barnes et Bengston, 1968; Bengston, 1969; Dewers et Moehring, 1970). D'autres chercheurs ont amélioré la floraison des pins en combinant l'irrigation et d'autres traitements, notamment le hersage (Schultz, 1971), les engrais (Sprague et al., 1979) et une sécheresse provoquée subséquente (Dewers et Moehring, 1970).

Ebell (1970) a montré que chez P. menziesii, le stress hydrique faisait s'accroître la concentration d'acides aminés, notamment l'arginine, et induisait la formation des cônes (comme le N sous forme de nitrate), alors que l'eau disponible en abondance faisait s'accroître la concentration des protéines, mais sans induire la formation des cônes (comme le N sous forme d'ammoniaque) (chap. 2).

Les traitements bien dosés par la sécheresse provoquée sont difficiles à appliquer au champ et beaucoup d'essais n'ont pas été accompagnés des mesures correspondantes du potentiel hydrique. Il s'ensuit que ce genre de traitements donne des résultats très variables. Les expériences sur des arbres logés dans des contenants et avec un contrôle rigoureux du potentiel hydrique montrent que le stress hydrique augmente réellement la floraison de certaines espèces. Des stress hydriques de 12 à 20 atmosphères, mesurés avant l'aube par la technique des enceintes hygrométriques (Ritchie et Hinkley, 1975), semblent constituer un minimum pour l'induction des cônes. Il faut s'attendre à ce qu'en moyenne, les arbres non stressés au champ subissent tout de même

un stress hydrique de sept à huit atmosphères (Cade et Jackson, 1976). Il se peut donc que dans beaucoup de cas où le traitement non contrôlé est resté sans effet sur l'induction des cônes, c'est que le stress était faible. Des greffons de Fagus en pots, soumis à des périodes variables de sécheresse entre le 27 mai et le 27 juin ont fleuri davantage après les traitements tardifs (Holmsgaard et Olsen, 1966). La floraison de greffons et de semis en pots de P. menziesii a été stimulée par des traitements de sécheresse assez rigoureuse pour réduire de moitié l'élongation des pousses (Ebell, 1970). Le traitement qui commençait au moment de la pousse et qui se prolongeait pendant les trois semaines suivantes était optimal. Les résultats obtenus sur des arbres en contenants par traitement à la sécheresse risquent d'être masqués par les effets thermiques si les expériences ont lieu à l'intérieur.

Le stress hydrique exercé sur des arbres qui ont poussé au champ est souvent obtenu par élagage des racines. Cette technique a favorisé l'ébauche des cônes femelles chez Pinus elliottii (Hoekstra et Mergen, 1957) et chez P. strobus (Stephens, 1961, 1964), mais n'a pas eu d'effet sur L. leptolepis (Heitmuller et Melchior, 1960) et sur Pseudotsuga menziesii (Melchior, 1968). L'élagage des racines de P. menziesii en mars a eu pour effet de réduire le potentiel hydrique en juin (au moment où les bourgeons à l'état reproducteur se différencient), de réduire l'élongation des pousses (Webber et al., 1985), et de favoriser l'ébaucne des cônes femelles (Ross et al., 1985). L'élagage des racines a aussi conduit au ralentissement de l'activité mitotique dans les bourgeons terminaux et dans les bourgeons axillaires au potentiel reproducteur. Cela a eu pour effet de retarder le développement des bourgeons et de reporter de deux à quatre semaines le moment de la détermination des bourgeons (Owens et al., 1985), et a eu pour autre effet d'augmenter la proportion des bourgeons avortés et latents (données non publiées). Le développement retardé a repoussé l'époque de la différenciation des bourgeons en juillet, alors que les facteurs endogènes et exogènes étaient peut-être plus favorables au développement des pièces reproductrices (Owens et al., 1985).

L'élagage des racines risque d'avoir d'autres effets que celui sur l'absorption de l'eau. Chez Ribes, les racines produisent une substance qui inhibe les fleurs (Schwabe et Al-Doori, 1973), et qu'on peut éliminer par élagage des racines (Dunberg, 1977; Bonnet-Masimbert et al., 1982; Philipson, 1983). Cependant, l'équivalent n'a pas été trouvé dans les arbres forestiers. Le cycle de développement des racines est très complexe et différent de celui des rameaux (Johnson-Flanagan et Owens, 1985); bref, l'élagage des racines et les traitements par sécheresse ne doivent pas être considérés comme de simples méthodes de stress hydrique.

Le déracinement et la transplantation ont favorisé l'ébauche des cônes; ils sont comparables à l'élagage des racines. Au mois d'avril, Quirk (1973) a déraciné des Pinus resinosa de 10 ans, en a élagé les racines et les a replantés. Ces arbres ont produit des cônes en nombre croissant durant la deuxième et la troisième saison de croissance suivant le traitement, alors que les arbres non déracinés n'ont pas produit de cônes. Dans un verger à graines, Silen (1973) a déplacé des ramets de Pseudotsuga menziesii et il a obtenu l'induction de 23 cônes en moyenne chez ces sujets, à comparer à aucun sur les ramets qui n'avaient pas été déplacés. Les ramets déplacés présentaient aussi les symptômes d'une exposition à la sécheresse.

Dégagement

L'effect sur la floraison des éclaircies pratiquées dans les peuplements forestiers a été étudié au chapitre 3, intensité lumineuse. Cette forme de dégagement a servi à augmenter la production des noix de Juglans (Ponder, 1979), la floraison d'autres feuillus (Kashimura et al., 1953) et la production de cônes chez plusieurs conifères (annexe 5). Les causes possibles de cette meilleure production sont étudiées au chapitre 3. Le dégagement s'accompagne souvent d'un traitement aux engrais (Heidmann et al., 1979). Les résultats peuvent être importants, par exemple, l'augmentation par un facteur de six du nombre de cônes obtenus chez Pinus taeda (Bilan, 1960) et avantageux durant les bonnes comme les mauvaises années (Wenger, 1954; Allen and Trousdell, 1961). Chez P. resinosa, le pourcentage d'arbres portant des cônes était directement proportionnel au degré d'éclaircie (Godman, 1962). Cependant, Florence et McWilliam (1956) ont montré que dans les peuplements de P. elliottii et d'Araucaria cunninghamii, la densité qui assurait la production maximale de cônes par arbre était nettement inférieure à la densité qui assurait la production maximale de cônes à l'acre. À partir de cette constatation, ils ont recommandé un espacement optimal dans les vergers à graines et dans les plantations pour les besoins en semences du Queensland en Australie.

Lumière

Plusieurs expériences avaient pour objectif la mesure des effets de l'intensité et de la qualité de la lumière ainsi que de la photopériode sur la floraison des arbres forestiers (annexe 6). Il a été question au chapitre 3 de l'effet de l'intensité lumineuse sur des peuplements fermés et ouverts. La plupart des articles les plus anciens font état d'études du genre sur le terrain. Toutefois, les études récentes ont porté sur les effets de la lumière sur la floraison, mais il demeure difficile de séparer ceux-ci des effets thermiques.

Dans une des premières expériences, Longman et Wareing (1959) ont tenté de raccourcir la période juvénile de Betula en faisant pousser des plantules sous éclairement continuel, en jours longs et en jours de durée normale dans une serre. Dix à 12 mois après la germination de la graine, des fleurs staminées apparaissaient sur les plantes qui avaient poussé sous la lumière continuelle, mais aucune dans les deux autres groupes. Les chercheurs ont conclu que la maturité des arbres était le résultat de l'atteinte d'une certaine taille plutôt que celui de l'écoulement d'un certain nombre de cycles de croissance. Depuis, des semis de Picea (Young et Hanover, 1976) et de Pinus contorta (Wheeler et al., 1982) ont commencé leur développement sous un éclairement continuel et furent transplantés à l'extérieur. Picea forma ses premiers cônes femelles au cours de la quatrième saison de croissance et Pinus contorta forma les siens durant la cinquième. Dans ce dernier cas, l'optimisation eut des effets jusque dans l'année suivante.

Il est généralement considéré que la photopériode n'a pas d'effet direct sur l'ébauche des cônes chez les conifères (chap. 3). Cependant, certains articles font état d'une influence photopériodique. Les jours courts stimulent la production des cônes femelles chez P. contorta (Longman, 1961). Il se peut que ce soit la durée de la période obscure qui soit le facteur critique du photopériodisme. Durzan et Campbell (1979) et Durzan et al. (1979) ont

interrompu la période obscure par projection de lumière rouge et ont obtenu une diminution du taux d'ébauche des cônes femelles, l'année suivante, sur des Picea glauca de 10 ans qui avaient poussé au champ. Ils ont jugé que la meilleure explication, c'était que cette espèce est à jours courts pour la floraison, mais ils ne se sont pas demandés comment le traitement pouvait agir sur l'ébauche des bourgeons des cônes au cours de l'année suivante.

À partir d'une étude sur l'ébauche des cônes de Thuja plicata en conditions naturelles et après induction à la GA_3, Owens et Pharis (1971) ont formulé l'hypothèse que le sexe des cônes peut être influencé par la photopériode puisque les cônes staminaux sont ébauchés pendant que la durée du jour augmente et que les cônes femelles le sont pendant que la durée de la période obscure augmente. Une tentative d'induire la formation des cônes de Chamaecyparis nootkatensis avec la GA_3 est venue appuyer cette hypothèse. Davantage de cônes mâles que de cônes femelles ont été ébauchés durant la période éclairée de 16 heures que durant la période éclairée de 8 heures (Owens et Molder, 1977f). Cependant, il n'y avait pas eu de contrôle rigoureux de la température au cours de cette expérience. Chez Cryptomeria japonica, le traitement à la GA_3 durant une période de jours longs (et de température élevée) a favorisé l'ébauche de cônes mâles, tandis que chez Chamaecyparis obtusa, les jours longs et les vives intensités lumineuses, sans traitement à la GA_3, stimulaient l'ébauche des cônes mâles et des cônes femelles (Nagao et Saskai, 1981). Sur des greffons clonaux de Larix leptolepis, des bourgeons des cônes femelles ont été ébauchés seulement quand la période éclairée a été gardée à l'intérieur d'une plage de 12 à 16 heures (Yokoyama et Asakawa, 1973).

La photopériode exerce bien un effet sur l'élongation des rameaux des jeunes plants (Pollard et Portlock, 1984), peut-être par l'intermédiaire d'une interaction complexe entre l'élongation des rameaux et la différenciation des bourgeons à l'état reproducteur. Il semble que le ralentissement de la croissance végétative soit un préalable à l'ébauche des cônes chez beaucoup des conifères. Des bourgeons à l'état reproducteur ont été ébauchés chez de jeunes Pinus taeda cultivés en serre sous une période éclairée de 20 heures, par abaissement de la température et raccourcissement de la photopériode. Ce traitement a eu pour effet de ralentir l'élongation des rameaux et d'éveiller un bourgeon à l'état latent (Greenwood, 1978a, 1981). Cette dormance hors-saison sera peut-être efficace avec d'autres pins diploxylons dont les cônes femelles sont induits quand la croissance est ralentie vers la fin de l'été et à l'automne. Chez Salix pentandra, l'interruption de la croissance apicale de jeunes plants peut être induite par l'exposition à des jours courts, et l'interruption de la croissance apicale d'arbres mûrs est une condition préalable à l'ébauche florale (Junttilla, 1980). Avec les plantes ligneuses, c'est seulement chez Ribes qu'on a montré l'effet direct de la photopériode sur la floraison (Schwabe et Al-Doori, 1973).

Autres techniques

La floraison peut aussi être induite par l'élagage des branches, les greffes, l'arcure, la mise à l'abri et l'utilisation de cultures protectrices (annexe 7). Waering (1953) remarqua que chez les jeunes Pinus sylvestris, les branches dont le bourgeon terminal ne s'était pas développé parce qu'il avait été attaqué par des insectes la saison précédente, portaient des cônes

femelles en abondance. Une expérience subséquente d'ablation des bourgeons en mai stimula l'ébauche des cônes mâles. L'élagage de la pousse apicale (l'écimage) de Pseudotsuga menziesii fit augmenter la superficie de la cime employée pour la production des cônes, avec la diminution de la production totale des cônes, mais non de la production par unité de hauteur quand la production était comparée à celle des témoins (Copes, 1973). L'avantage de cette méthode, c'est de faciliter le traitement des arbres dans les vergers à graines. La taille en haies pour augmenter la production des cônes et faciliter la collecte a également été tentée chez les conifères (Sweet et Krugman, 1978). L'élagage fit augmenter la production des cônes chez des Pinus monticola de 15 à 18 ans, mais pas chez les arbres plus vieux; ce traitement semble prolonger la période juvénile des arbres jeunes (Coffen et Bordelon, 1981).

Le greffage a accéléré la floraison chez de jeunes greffons fixés au sommet de certains pins reproducteurs (Mirov, 1951), mais des essais semblables ont conduit à un échec chez d'autres pins (Mergen, 1962; Barnes et Bingham, 1963). La production accrue de cônes sur des greffons prélevés dans une partie de la cime productrice de cônes peut être le résultat d'une légère incompatibilité (Ahlgren, 1972) ou d'une mauvaise suture du greffon qui cause une annélation partielle. Le choix du porte-greffe peut aussi avoir de l'importance pour stimuler la production de cônes mâles ou femelles de certains conifères (Krusche et Melchior, 1978).

La gravitation et l'orientation des pousses exercent leur effet sur la croissance végétative et la floraison de certains arbres forestiers (Jackson et Sweet, 1972). En général, les branches horizontales produisent moins de bourgeons végétatifs et plus de bourgeons à l'état reproducteur que les branches dressées. L'arcure des branches est une technique qui a été employée pour favoriser la floraison des arbres fruitiers, mais elle est peu usitée pour les arbres forestiers. Longman et Wareing (1958) ont trouvé que chez L. leptolepis, plus la branche se rapproche de l'horizontale, plus il y a de bourgeons à l'état reproducteur. Ce traitement porta aussi de jeunes arbres à produire des cônes en abondance (surtout des cônes mâles) alors qu'ils auraient normalement produit peu ou pas de cônes. Melchior (1961a, b) obtint des résultats semblables avec la même espèce. La stimulation géotropique de l'induction de cônes n'a pas été rapportée pour d'autres conifères. Le fait de fixer des branches de Betula au sol réduisit l'élongation des pousses, mais ne fit pas augmenter la floraison (Longman et Wareing, 1958; Longman et al., 1965). L'un des principaux avantages de ce traitement est sans doute le ralentissement de la croissance végétale nécessaire chez certaines espèces avant que ne se produise l'initiation florale (Wareing at Nasr, 1958). Ce traitement agit peut-être sur la distribution des produits de croissance, mais c'est une question dont l'étude est imparfaite.

Il y eut un accroissement de l'initiation florale chez de jeunes arbres recouverts par une tente de polythène. Cette technique a été utilisée avec succès sur B. verrucosa (Lepisto, 1973) et sur Picea (Remrod, 1972; Chalupka et Giertych, 1977; Tompsett et Fletcher, 1977), mais il n'y eut pas plus de cônes ébauchés chez Pinus sylvestris (Bergman et Kardell, 1975). On pense que cette réaction positive résulte principalement du réchauffement diurne au moment de la différenciation des bourgeons floraux. Récemment, on a obtenu de bons résultats en plaçant des greffons et des semis en pots dans des abris en

polythène; cela servait de traitement adjuvant à la sécheresse et à l'application de GA (voir la section sur les traitements à la GA).

Traitements avec des régulateurs de croissance

Dans sa revue, Puritch (1972) examinait l'application de différents régulateurs de la croissance à des conifères afin d'induire une floraison précoce chez des arbres juvéniles ou afin d'augmenter la floraison d'arbres matures. Depuis, beaucoup de revues ont paru (Jackson et Sweet, 1972; Pharis, 1976, 1977; Pharis et Kuo, 1977; Pharis et Ross, 1976; Lee, 1979; Dunberg et Oden, 1983; Ross et al., 1983; Ross et Pharis, 1984). Une centaine d'articles de recherche décrivent des résultats obtenus sur différentes espèces, avec différents régulateurs de la croissance, à différentes concentrations, à différentes époques ou durées et méthodes d'application, et en conjugaison avec différents traitements adjuvants. Il serait extrêmement fastidieux d'examiner tous ces documents un à un; par conséquent, la plupart des traitements, des résultats et des références qui ont trait à l'application d'un régulateur de croissance à des arbres forestiers ont été réunis en un tableau (annexe 8). La consultation de ce tableau et des revues précitées est un minimum si l'on veut comprendre la portée éventuelle et la complexité de ces traitements. Les lignes suivantes permettront d'examiner rapidement quels types de régulateurs ont été utilisés. Puisque les traitements aux GA sont les seuls à être prometteurs, du moins chez les conifères, l'examen sera centré sur ceux-ci. Les traitements aux GA seront passés en revue selon la méthode d'application, le moment de l'application et les effets obtenus avec les différents traitements adjuvants. Différentes théories pour expliquer les modes d'action des GA seront considérées, mais brièvement car la recherche dans ce domaine est encore peu concluante.

Effets des différents régulateurs de croissance

Puritch (1972) décrivit l'effet important des auxines sur la floraison des plantes herbacées, mais il parvint à la conclusion que chez les conifères, l'importance des auxines pour l'induction de cônes paraissait secondaire et semblait s'exercer par des effets sur le stade juvénile des arbres et peut-être sur la sexualité des cônes. Hashizume (1969) étudia les auxines et les GA endogènes de neuf conifères; il parvint à la conclusion que les cônes femelles sont formés à des concentrations d'auxines supérieures à celles trouvées lors de la formation des cônes mâles. Aucune promotion de l'induction de cônes par les auxines n'est prouvée; cependant, les effets négatifs sur l'induction des cônes par l'application d'auxines sont bien connus (Mann et Russell, 1957; Hashizume, 1959; Bonnet-Masimbert, 1971; Brune, 1973; McLemore, 1975; Bleymuller, 1976).

Malgré l'action de certains retardateurs de la croissance sur la floraison de certains arbres fruitiers et de certaines plantes ornementales ligneuses (Jackson et Sweet, 1972), il n'y a aucune mention d'effets directs sur l'initiation florale des arbres forestiers. Chez les conifères, certains retardateurs comme le CCC (chlorméquat) et l'ABA (l'acide abscicique), accentuent l'induction des cônes, mais seulement quand ils sont utilisés en conjugaison avec la $GA_{4/7}$ (Bleymuller, 1976; Chalupka, 1979; Ross et al., 1983). De la même façon, les cytokinines peuvent amplifier ou modifier les réactions des conifères à la GA, mais ne sont pas efficaces en eux-mêmes (Ross et Pharis, 1984).

On pense que les gibbérellines inhibent la floraison chez beaucoup d'angiospermes ligneuses (Jackson et Sweet, 1972), quand on regarde la recherche effectuée avec la GA_3. L'application de GA non polaires disponibles depuis peu, donnera peut-être des résultats différents. La recherche récente sur les pommiers (Pharis, communication personnelle) indique que les GA moins polaires peuvent être efficaces pour l'induction florale des feuillus.

Il a été montré que la GA_3 induit la formation de cônes dans beaucoup d'espèces appartenant aux Cupressacées et aux Taxodiacées (annexe 8). Des bourgeons de cônes mâles et de cônes femelles ont été induits et dans beaucoup des cas où l'initiation florale a lieu à différents moments, la détermination du sexe a pu être influencée par la synchronisation des traitements à la GA_3 (Ross, 1983b) ou par la variation de la photopériode durant le traitement à la GA_3 (Owens et Molder, 1977f). L'induction de cônes a été obtenue sur des semis d'à peine trois mois (Fraser, 1970) ou quatre mois (Pharis et Morf, 1967) et sur des branches particulières de jeunes arbres (Ross, 1983b). Chez les Cupressacées et les Taxiodiacées, il n'y a pas d'obstacle sérieux à l'induction de cônes, selon des critères de rentabilité, dans l'intention d'augmenter la production des semences, ceci pour les raisons suivantes: la GA_3 est relativement bon marché, les traitements sont facilement applicables sous forme de pulvérisation foliaire, les traitements peuvent ne pas dépasser trois semaines, les arbres peuvent être traités de façon à orienter la différenciation sexuelle des cônes, enfin le pollen et les graines obtenues sont de bonne qualité (Sato, 1963; Owens et Molder, 1977f).

Il fallut attendre le milieu des années 70 pour que l'induction de cônes à la GA soit réalisée chez les Pinacées. C'est le mélange à faible polarité de $GA_{4/7}$ qui permit d'obtenir ce résultat (Hashizume, 1973; Pharis et al., 1975; Ross, 1975). Depuis, l'induction de cônes a été obtenue chez 16 espèces appartenant à 5 genres de Pinacées (Larix, Picea, Pinus, Pseudotsuga et Tsuga). Dans la plupart des cas, les meilleurs résultats étaient obtenus lorsque le mélange $GA_{4/7}$ était accompagné d'un traitement adjuvant (annexe 8). D'autres GA non polaires (GA_5, GA_9) ont montré une certaine efficacité, mais elles étaient généralement appliquées en conjugaison avec d'autres GA puisque des préparations pures de ces substances n'étaient pas toujours disponibles. Cependant, le mélange $GA_{4/7}$ s'est révélé le plus efficace (Tompsett, 1977; Dunberg, 1980; Pharis et al., 1980; Greenwood, 1982). Les progrès ont été moins rapides avec les Pinacées qu'avec les Cupressacées pour les raisons suivantes: les GA à faible polarité sont moins disponibles et coûtent plus cher que la GA_3, les traitements ne sont pas appliqués avec autant de facilité (les pulvérisations foliaires risquent de ne pas être efficaces), l'époque du traitement a une importance critique, le traitement peut durer plus longtemps (souvent six semaines ou plus), les traitements aux $GA_{4/7}$ sont les plus efficaces lorsqu'ils sont accompagnés de traitements adjuvants, enfin, il est plus malaisé d'influencer le sexe des cônes. Malgré ces problèmes, des progrès considérables ont été accomplis depuis cinq ans avec les arbres cultivés sur le terrain et les arbres en contenants (annexe 8).

Modes d'application de la GA

La méthode la plus ancienne et encore la plus usitée d'application de la GA est la pulvérisation sur les feuilles d'un mélange aqueux comportant un

vecteur dilué ou un agent mouillant pour faciliter la pénétration, et de la GA en concentration variable. Lors des premières expériences, du Tween-20 à 0,1 % était souvent employé comme agent mouillant. Il était efficace sur les Cupressacées et sur les Taxodiacées, mais non sur les Pinacées. Ross (1979) évalua plusieurs vecteurs pour la pulvérisation foliaire de GA4/7. Ces dernières années, l'Aromox entre 0,1 et 0,5 % a été utilisé avec succès sur les Cupressacées et sur les Pinacées. On ajoute souvent une petite quantité d'éthanol pour dissoudre la GA avant de la mélanger à l'eau. On a fait varier la concentration de GA selon les espèces et la fréquence ainsi que la durée des applications. Il est recommandé de consulter les articles d'origine pour les modalités (annexe 8).

Il semble que le produit pénètre par la cuticule de la feuille ou de la jeune tige, mais le point même de la pénétration nous échappe toujours. La GA, marquée au tritium ($_3H$) a été pulvérisée sur le feuillage de Thuja plicata, et le feuillage a été étudié par autoradiographie (J.N. Owens, résultats non publiés). Cependant, puisque les GA sont hydrosolubles, la préparation de coupes histologiques normales enlevait la GA marquée au tritium. La lyophilisation est la technique à utiliser pour éviter la perte de GA lors de la préparation des coupes histologiques.

La pulvérisation dure normalement jusqu'à ce que les feuilles commencent à dégoutter. Cette méthode est parfois coûteuse à cause du gaspillage, surtout avec les GA à faible polarité, qui sont coûteuses. Des essais d'application de réactif chromatique avec un atomiseur à aérosol, qui crée un brouillard de particules très ténues (Ross, 1983b), vont peut-être nous donner de nouvelles façons de vaporiser à petites doses de GA sur les feuilles, avec une meilleure absorption par les tissus.

L'injection avec du matériel intraveineux de solutions aqueuses de GA s'est révélée efficace, notamment sur les Pinacées (annexe 8) et aussi sur T. plicata (Coutts et Bowen, 1973). Cette méthode est particulièrement adaptée aux gros arbres et aux études sur le terrain lorsqu'il n'est pas pratique d'utiliser les pulvérisations foliaires, et aussi à certaines espèces, p. ex. Tsuga mertensiana, insensibles aux pulvérisations foliaires (J.N. Owens, résultats non publiés). Avec cette méthode, les solutions en bouteille sont administrées à des arbres par du matériel intraveineux modifié qui déverse son produit dans un trou foré presque de bout en bout de la tige ou de la branche principale (Ross, 1978). La bouteille est périodiquement remplie et le trou est percé à nouveau, de façon à éviter une obturation par la résine et l'interruption de l'alimentation. Ce traitement assure le transport des GA principalement vers le haut à partir du point d'injection. Avec d'autres traitements, on préconise l'injection hypodermique unique sous l'écorce (Pharis et al., 1969; Tompsett, 1977, 1978b; Tompsett et Fletcher, 1979) ou des injections dans de petits trous percés dans la tige. Aucune de ces méthodes n'assure l'écoulement uniforme et continuel de la GA dans la tige. Même la méthode de type intraveineux de Ross et al. (1985), exige que les trous soient percés à nouveau au bout de deux semaines environ, et on a constaté que l'absorption dans un trou cessait d'être uniforme au bout de quelques jours (Webber, 1983).

Des solutions contenant de la GA (et d'autres substances de croissance) ont également été appliquées par de petites incisions pratiquées dans l'écorce de jeunes tiges, le plus souvent près de la base du bourgeon terminal ou des

bourgeons terminaux et latéraux distaux (Ross et Pharis, 1976a, b; Ross et al., 1980; Kanekawa et Katsuta, 1982; Katsuta, 1981). Les traitements doivent être répétés à plusieurs reprises parce que de petites quantités seulement de GA sont appliquées chaque fois. Les traitements peuvent causer une annélation partielle qui peut amplifier les effets des traitements ou même tuer la pousse. La GA appliquée de cette façon est dissoute dans l'éthanol et diluée dans une eau qui ne contient pas d'agent mouillant. Lorsque Chalupka (1978) appliqua de la $GA_{4/7}$ dans la lanoline par des incisions de 4 à 5 cm pratiquées sur la tige de Pinus sylvestris, la proportion des branches portant des cônes mâles s'éleva. Cependant, l'époque de l'application, en mai, laisse à penser que l'effet observé résulte davantage d'une annélation partielle que d'un effet direct de la GA, puisque les cônes staminaux ne sont pas différenciés avant l'été.

L'application topique de GA et d'autres produits de croissance est une application directe de petites quantités du produit, souvent en concentration assez élevée, à la surface de jeunes pousses (Pharis et Morf, 1969, 1970; Ross, 1975, 1976; Sweet, 1979; Ross et Greenwood, 1979; Greenwood, 1981), sur les cicatrices foliaires laissées par l'enlèvement des aiguilles (Puritch et al., 1979) ou à la surface des bourgeons (Pharis et al., 1975; Tompsett, 1977, 1978b; Carson et al., 1977; Tompsett et Fletcher, 1979; Sweet, 1979; Hare, 1979, 1984; Ross et Greenwood, 1979; Wheeler et al., 1980; Greenwood, 1981). Ces solutions contiennent souvent de l'éthanol en forte concentration (70 à 80 %) qui peut être toxique lorsqu'il est appliqué sur des tissus immatures. Bref, bien que ce soit une méthode expérimentale utile pour le traitement de pousses individuelles, certains dommages et une annélation partielle peuvent résulter de ces applications sur des pousses jeunes, ce qui risque de modifier l'effet de la GA.

D'autres méthodes, comme le détrempage des sols avec des solutions aqueuses de GA, ont aussi été utilisées (Pharis et al., 1969).

Il n'est mentionné dans aucun article que les traitements d'induction florale au moyen des méthodes précitées ont donné de bons résultats sur les feuillus forestiers.

Calendrier d'application de la GA

L'époque naturelle de la différenciation des bourgeons à l'état reproducteur (chap. 2) chez une espèce donnée et dans des conditions données est une considération importante qui était souvent négligée lors des premiers essais d'induction florale. Les traitements sont souvent infructueux parce que le moment de l'application autant que le traitement ou la méthode d'application du traitement sont mal choisis. Dans bon nombre d'expériences, les traitements étaient pratiqués sur de très grandes périodes alors que maintenant, on les fait mieux coïncider avec les époques connues de la différenciation des bourgeons. C'est ce qui a rendu possible la tenue d'expériences précises et claires et l'obtention de l'induction florale à meilleur coût (annexe 8).

Nous ne savons pas à quel moment les méristèmes au potentiel reproducteur de la plupart des essences forestières commencent leur différenciation biochimique qui conduit à la différenciation morphologique. Chez Pseudotsuga menziesii, les changements histochimiques commencent cinq semaines avant

l'apparition de signes évidents d'une différenciation morphologique (Owens, 1969). C'est une longue période, à comparer à celle des angiospermes herbacées chez qui des transformations biochimiques se manifestent quelques jours ou quelques heures à peine avant la différenciation morphologique (Bernier, 1971). On s'entend généralement pour dire que chez les conifères, des transformations biochimiques non encore élucidées qui conduisent à l'ébauche des bourgeons précèdent les changements morphologiques (Dunberg, 1979). Pour l'instant, nous ne pouvons donc qu'estimer le moment optimal d'application des GA, à partir du commencement de la différenciation morphologique. Une meilleure synchronisation des traitements aux GA sera possible si des techniques d'une meilleure précision, comme l'immunocytochimie, sont mises au point pour reconnaître les premiers changements biochimiques. Cependant, l'abrégement de la période d'application pour l'obtention de l'induction florale dépend du taux d'absorption de la GA, de son métabolisme dans les tissus et de son action sur la floraison. Ces questions restent obscures (Ross et Pharis, 1985).

Modes d'action possibles des GA sur la floraison

L'induction aux GA de la floraison chez les plantes à jours longs (Lang, 1957) et chez les plantes qui requièrent des périodes de froid (Chailakhyan, 1961) est un fait connu depuis longtemps. Les GA sont peut-être essentielles aussi à l'initiation florale chez les plantes à jours courts (Hodson et Hamner, 1970). Chailakhyan (1961, 1968) a formulé l'hypothèse que la GA est un élément constitutif important de la florigène, qu'elle régit la croissance et le développement tandis que les anthésines régissent l'initiation florale, les deux étant essentielles à la floraison. Lang (1956) a formulé l'hypothèse que les GA provoquent la floraison en stimulant la croissance de la tige ou des facteurs associés à la croissance.

Pharis et Kuo (1977) ont passé en revue la documentation sur les GA endogènes chez les conifères, sur les procédés qui ont montré une corrélation avec les changements entourant les substances apparentées aux GA, et sur les procédés touchés par une application exogène de GA. Récemment, Dunberg et Oden (1983) ont aussi passé en revue le métabolisme des GA chez les conifères. L'induction florale est seulement un des nombreux processus de croissance et de développement soumis à l'influence des GA, mais le mécanisme effectif demeure toujours obscur. Il existe d'autres revues récentes qui traitent de la biochimie des GA dans la perspective de la floraison en général (Zeevaart, 1983). La biochimie de la soixantaine de GA connues et les modes d'intervention dans la reproduction sont encore mal connus; une étude détaillée de cette question déborderait le cadre de ce travail. Cependant, une courte analyse de la logique derrière l'emploi efficace de différentes GA et des hypothèses sur leur mode d'action est sans doute justifiée.

Les premières réussites d'induction florale avec les GA les plus polaires (c'est-à-dire ayant plus d'une fonction hydroxyle) chez les Cupressacées et les Taxodiacées, et les réussites ultérieures avec les GA les moins polaires (c'est-à-dire ayant une seule fonction hydroxyle) chez les Pinacées, sont sans doute en rapport avec les concentrations de GA naturelles dans les arbres, avec le métabolisme des GA, y compris les interconversions souvent rapides et fort complexes, et avec leur mode d'action. Peu d'études ont porté sur l'analyse des transformations des GA endogènes pendant l'époque naturelle de différenciation du bourgeon floral chez les conifères (Dunberg, 1976; Lorenzi

et al., 1976; McMullan, 1980) ou chez les angiospermes ligneuses (Leshem et Ophir, 1977). Cependant, d'importantes recherches sur le métabolisme des GA sont en cours, avec une attention particulière portée aux mécanismes liés à la floraison chez les conifères et certaines angiospermes ligneuses (Pharis, communication personnelle).

D'autres hypothèses ont été suscitées par la recherche récente qui met en rapport l'application exogène de GA, la concentration endogène de GA et l'induction florale. Selon une de ces hypothèses, les conifères en croissance active utilisent les GA endogènes pour la croissance végétale d'abord et c'est seulement lorsque des facteurs environnementaux ou autres viennent limiter cette croissance que les GA deviennent disponibles pour l'initiation florale (Pharis, 1976). L'application à ces espèces de GA exogènes de la forme appropriée peut relever la concentration endogène de certaines GA pour donner lieu à une floraison sur des arbres autrement végétatifs.

Une autre hypothèse dérivée des travaux de Sachs (1977) porte sur la disponibilité de produits d'assimilation et d'éléments nutritifs essentiels dans les méristèmes apicaux. Sachs a postulé que l'évocation florale est obtenue par diversion des éléments nutritifs vers les méristèmes apicaux. Il a été proposé que l'application exogène des GA augmente l'apport en produits d'assimilation aux bourgeons qui sont le siège d'une différenciation florale (Ross et al., 1985). Dans une étude récente, il y aurait évocation florale avec la $GA_{4/7}$ chez Pinus radiata et une redistribution significative des matières sèches et des produits de photosynthèse marqués au ^{14}C vers les primordiums des cônes femelles potentiels à l'intérieur des bourgeons de rameaux longs (Ross et al., 1984).

Une troisième hypothèse est fondée sur l'idée que les taux relatifs de croissance et la distribution de l'activité méristématique déterminent si le méristème d'une pousse devient végétatif ou reproducteur (Romberger et Gregory, 1974; Tompsett, 1978a). Tompsett et Fletcher (1979) ont proposé le mécanisme selon lequel l'application de régulateurs de la croissance stimule l'induction des cônes en accélérant le taux initial de croissance des bourgeons au potentiel reproducteur. Tompsett (1978a) a formulé son hypothèse après avoir comparé la vigueur des bourgeons dans différentes parties de la cime, au lieu d'une comparaison des méristèmes au potentiel végétatif ou au potentiel reproducteur sur des branches comparables. Des travaux récents sur Pseudotsuga menziesii (Owens et al., 1985) montrent que les arbres dont l'activité mitotique et la croissance dans le méristème sont inhibées par un élagage des racines et par ce traitement combiné à l'application de $GA_{4/7}$, produisent plus de cônes que les témoins et que les arbres traités à la $GA_{4/7}$ (Ross et al., 1985) dont les bourgeons n'ont pas été inhibés.

Dans une quatrième hypothèse, il est proposé qu'avec les traitements d'induction des cônes, les régulateurs exogènes de la croissance (du moins les GA) sont appliqués et absorbés en doses bien supérieures à ce qu'il faut pour la différenciation des bourgeons à l'état reproducteur, et que l'induction résulte non d'un effet morphogène direct, mais davantage de l'effet d'un stress (McMullan, 1980; Dunberg et Oden, 1983). Cette hypothèse est fondée sur des estimations de McMullan (1980) selon qui la concentration de $GA_{4/7}$ absorbée par les pousses est 5000 fois supérieure à celle des pousses non traitées. Cette chercheuse fait remarquer que même s'il est tenu compte de la dilution causée par l'élongation des pousses et le métabolisme

des GA, la concentration dans les bourgeons en voie de différenciation doit sans doute rester bien supérieure à la normale. Toutefois, la quantité de $GA_{4/7}$ trouvée dans les bourgeons en voie de différenciation n'a pas encore été mesurée. Tant que ce résultat sera manquant, nous ne saurons pas si les doses de GA sont superphysiologiques on non (Reeve et Grozier, 1975). La recherche montre qu'une mince quantité seulement des GA appliquées est absorbée (Ross et Pharis, 1982) et que les bourgeons en voie de développement n'ont accès qu'à une partie de cela. Les résultats obtenus avec l'application de GA_4 marquée au tritium sur Pseudotsuga menziesii montrent que plus de 95 % de la GA_4 sont transportés dans les tissus adjacents des tiges et des aiguilles (R.P. Pharis, J.G. Webber, S.D. Ross et J.N. Owens, résultats non publiés) et que la [^{3}H] GA_4 est vite mobilisée et convertie en des formes inactives (Wample et al., 1975).

Ces hypothèses sont loin d'être vérifiées. Cependant, différents laboratoires effectuent de la recherche qui pourrait apporter des réponses définitives. Les résultats devraient nous apprendre quelque chose sur l'action des GA et d'autres régulateurs de la croissance sur l'initiation florale.

Traitements aux GA et traitements adjuvants

L'application de GA comme unique traitement peut induire la floraison chez certaines essences forestières, mais la meilleure induction de cônes a été obtenue par application de GA et d'un ou plusieurs des traitements adjuvants précités, qu'ils soient de caractère environnemental ou de caractère cultural (annexes 1 à 8). La réaction aux traitements combinés est le plus souvent de type synergique plutôt que de type additif. Le nombre des combinaisons possibles est presque illimité et les résultats obtenus à ce jour ont été fort variables (annexe 8). Le fait d'ajouter un seul traitement adjuvant fait plus que doubler la complexité du traitement puisqu'on introduit ainsi des variables telles la rigueur du traitement et la synchronisation, outre les effets synergiques. Lorsqu'un nombre trop important de variables est introduit, il devient impossible de s'y retrouver parmi toutes les interactions ainsi créées.

Plutôt que l'examine exhaustif des expériences effectuées, nous proposons l'annexe 8 qui donne en regard de chaque espèce le type de traitement à la GA, les traitements adjuvants, les résultats et les références. Avant toute tentative d'induction florale chez une espèce donnée, il est essentiel de consulter cette annexe et la documentation citée. L'objet de cette partie-ci du rapport est de présenter la question des traitements combinés dans une perspective historique et d'indiquer ceux des traitements qui ont été les plus efficaces.

Les pulvérisations foliaires de GA_3 sur des Cupressacées et des Taxodiacées produisent habituellement une abondance de bourgeons à l'état reproducteur sur les plantules ou les jeunes plantes. Les traitements adjuvants sont donc inutiles, à moins qu'on soit intéressé à modifier la proportion des bourgeons de cônes mâles et de cônes femelles. L'application de GA_3 en période de jours courts sur Thuja plicata (Phris et Morf, 1970) et sur Chamaecyparis nootkatensis (Owens et Molder, 1977f) a fait augmenter le nombre de bourgeons de cônes femelles ébauchés, alors qu'en période de jours longs, c'est l'ébauche des cônes mâles qui a été favorisée (chap. 2, Lumière).

Des C. obtusa traités à la GA_3 alors qu'ils étaient exposés à une lumière d'intensité constante, mais de qualité variable, ont été influencés par la qualité de la lumière, qui a agi sur l'induction et le sexe des cônes (Nagao, 1983a). De l'éthrel a été employé avec la GA_3: l'induction des cônes a généralement été améliorée chez Cupressus arizonica et chez Chamaecyparis lawsoniana (Bonnet-Masimbert, 1971) et chez C. obtusa et Cryptomeria japonica (Hashizume, 1975).

Chez les Pinacées, l'application de $GA_{4/7}$ uniquement peut induire ou stimuler la formation de bourgeons à l'état reproducteur tandis que les traitements combinés donnent souvent un effet synergique accentué. Beaucoup des premiers traitements combinaient l'application de $GA_{4/7}$ et d'une forme ou une autre d'annélation (Ross, 1975, 1978; Pharis et al., 1975; Ross et Pharis, 1976a, b; Puritch et al., 1979). L'annélation amplifiait généralement l'effet de la $GA_{4/7}$, mais certaines études montraient qu'elle nuisait à la germination des graines (Ross, 1975; Ross et al., 1980). A cause de cela et à cause du fait que l'annélation risque de causer des dommages permanents aux arbres coûteux des vergers à graines, le recours à ce traitement combiné devrait sans doute être réservé à des cas spéciaux.

L'élagage des racines a donné de bons résultats comme traitement unique (chap. 3) et comme traitement adjuvant lors de l'application de $GA_{4/7}$ à de grands arbres (Greenwood, 1977; Ho, 1982; Ross et al., 1985). L'élagage n'a pas toujours été pratiqué avec la même intensité, et il n'a pu être déterminé encore si son effet est d'abord de réduire l'absorption d'eau, ce qui revient à créer un stress hydrique, ou s'il n'y a pas un facteur lié aux racines qui intervient dans la floraison. L'élagage des racines peut être long à manifester ses effets. Pratiqué à la fin mars, il a augmenté le stress hydrique sur des P. menziesii cultivés au champ, du début avril au début juin (Ross et al., 1985). Dans l'étude citée, on avait observé l'effet synergique de la $GA_{4/7}$ et de l'élagage des racines sur l'induction des cônes (Ross et al., 1985). L'élagage a ralenti l'activité mitotique et le développement des bourgeons végétatifs terminaux (Owens et al., 1985), et des bourgeons au potentiel reproducteur (Owens et al., 1986), ainsi qu'il a retardé le moment de la différenciation des bourgeons. La floraison fut accrue de façon significative par ce traitement. Lors des traitements combinés (élagage et $GA_{4/7}$), la différenciation des bourgeons était retardée autant ou légèrement plus qu'avec les traitements appliqués séparément, et la floraison était sensiblement améliorée. Les effets de ces traitements sur les GA endogènes sont toujours étudiés (R.P. Pharis, communication personnelle). Exception faite des études précitées sur P. menziesii (Ross et al., 1985; Webber et al., 1985; Owens et al., 1985), il n'y a pas eu d'étude exhaustive des liens entre les traitements et des effets sur le développement et la biochimie des pousses et des bourgeons; il est pourtant essentiel de réaliser ces travaux si l'on veut trouver les rôles comparatifs de ces traitements combinés.

L'utilisation d'arbres en contenants pour les études sur l'induction des cônes à la GA, donne une maîtrise du stress hydrique bien supérieure à celle obtenue par l'élagage des racines. Il est presque toujours impossible de régulariser le stress hydrique exercé sur des arbres cultivés au champ. Ce stress (chap. 3) est assez bien maîtrisé par l'irrigation dosée et la mesure du potentiel hydrique des pousses par la technique des enceintes hygrométriques (Ritchie et Hinkley, 1975). L'application d'un stress hydrique

sans surveillance conduit parfois à de pauvres résultats parce que, malgré l'irrigation limitée, l'humidité contenue dans le sol et dans l'air ainsi que la température sont antagonistes du stress et conduisent à l'obtention d'effets synergiques décevants avec l'application de $GA_{4/7}$. À l'autre extrême, il est facile d'exercer un stress trop puissant et de tuer les sujets de nombreuses espèces.

Les effets combinés de la $GA_{4/7}$ et du stress hydrique ont trouvé leur première application avec l'induction des cônes de Pinus taeda en contenants (Greenwood, 1978b) et de Pseudotsuga menziesii (Ross, 1978). Depuis, cette technique a été utilisée avec succès sur des sujets en contenants de Picea sitchensis (Philipson, 1983), de P. glauca (S.D. Ross, communication personnelle) et de Tsuga heterophylla (Ross et al., 1981; Pollard et Portlock, 1981a, b, 1983; Brix et Portlock, 1982; Rottink, 1982). L'avantage des arbres en contenants pour les traitements par stress hydrique et à la $GA_{4/7}$, c'est que les traitements peuvent être contrôlés de très près. En outre, une fois formés les bourgeons des cônes, il est possible d'optimiser leur développement ultérieur par l'entretien soigné des arbres. L'utilisation d'arbres cultivés dans ces conditions, spécialement lorsqu'ils poussent sous des arbres ou dans un autre environnement modifié, change souvent la phénologie. L'époque des traitements devrait être réglée sur l'élongation des pousses ou le développement des bourgeons plutôt que sur le calendrier, de façon à s'assurer que les traitements soient déjà commencés au moment de la différenciation florale (chap. 2). Étant donné que les expériences à la $GA_{4/7}$ et avec stress hydrique devraient être conduites sous abri pour régler l'humidité, la température et la lumière risquent de brouiller les résultats.

La hausse de température come adjuvant aux traitements à la $GA_{4/7}$ a été utilisée pour induire la formation de cônes chez plusieurs conifères (annexe 8). Cependant, la température n'était habituellement pas régularisée avec beaucoup de soin, et on la faisait augmenter simplement en plaçant les arbres dans des serres, sous des abris ou, au champ, sous une tente en polythène. Dans une expérience aux paramètres rigoureusement mesurés, des plantules de T. heterophylla âgées de 3 ans étaient cultivées dans des chambres de croissance à des températures diurnes de 20, 25, 30 et 35°C, traitées à la $GA_{4/7}$ et soumises à un stress hydrique (Pollard et Portlock, 1981a). Les traitements à la $GA_{4/7}$ et à la chaleur jusqu'à 30°C, faisaient augmenter le nombre de cônes mâles et de cônes femelles. Le stress hydrique coupait l'effet de moitié environ à 25°C, mais le doublait à 30°C. Chez des Cryptomeria japonica traités à la GA_3, il y avait davantage de cônes mâles ébauchés à des températures de 30°C le jour et de 25°C la nuit, les températures diurnes ayant plus d'influence, alors que davantage de cônes femelles étaient ébauchés à des températures inférieures (20°C le jour, 15°C la nuit) (Nagao, 1983b). Tompsett et Fletcher (1979) et Philipson (1983) ont augmenté l'efficacité de la $GA_{4/7}$ et de la GA_3 appliquées à des greffons de P. sitchensis en plaçant ceux-ci dans un abri en polythène. L'utilisation d'abris ou de toits en polythène dans l'intention d'élever la température a également augmenté l'efficacité de la $GA_{4/7}$ chez P. abies (Luukkanen, 1979) et chez Pseudotsuga menziesii (Bonnet-Masimbert, 1982). L'élévation de la température afin d'améliorer l'efficacité de différents traitements à la GA (et d'autres) donne des résultats encourageants, notamment sur les arbres de petite taille en contenants. De cette façon, on produit beaucoup de cônes sur de petites superficies et au bout de quelques années à peine.

Il y a eu peu d'expériences sur les Pinacées qui misaient sur les effets combinés de la $GA_{4/7}$ et de la photopériode ou de l'intensité lumineuse. Longman (1982) a trouvé que l'application de $GA_{4/7}$ en période de jours courts favorisait l'apparition de fleurs femelles, pas de fleurs mâles, chez Pinus contorta. Pollard et Portlock (1984) ont appliqué de la $GA_{4/7}$ à T. heterophylla et ont ainsi favorisé la floraison de fleurs mâles en période de jours longs, et de fleurs femelles en période de jours courts. Greenwood (1981) a appliqué des photopériodes de 20 heures, suivies par des jours courts naturels pour induire l'apparition d'une période de dormance hors saison chez P. taeda. Ce traitement unique a favorisé la floraison des fleurs mâles et des fleurs femelles, alors que l'application de $GA_{4/7}$ (et d'un stress hydrique) favorisait l'éclosion des fleurs femelles seulement. Du moins chez les diploxylons, il semble que la promotion d'un bourgeon en repos induit par de courtes photopériodes, constitue une première étape essentielle à l'induction des cônes. L'application de $GA_{4/7}$ (et d'un stress hydrique) nuisait à la grosseur des bourgeons et à la différenciation des bourgeons axillaires. Les dormances hors saison peuvent n'être efficaces que chez certaines espèces seulement de pins diploxylons où il existe des écarts considérables entre la photopériode naturelle correspondant à l'époque de différenciation des cônes mâles et celle de l'époque de différenciation des cônes femelles.

On a utilisé les photopériodes prolongées pour accélérer la croissance et réduire la période juvénile de croissance (Young et Hanover, 1976; Wheeler et al., 1982). Cecich (1981) a montré que des semis de P. banksiana cultivés de façon à accélérer la croissance pendant plusieurs mois, et ensuite traités à la $GA_{4/7}$ (et au NAA), avaient produit quatre fois plus de cônes femelles que les semis cultivés en conditions de croissance accélérée seulement. L'emploi de cette technique et l'application de $GA_{4/7}$ peuvent être combinés pour former un instrument commode dans les programmes de sélection avec des espèces à la phase juvénile prolongée.

La $GA_{4/7}$ a été utilisée en combinaison avec d'autres substances de croissance végétale (annexe 8). En général, les auxines et les cytokinines, inefficaces si elles sont appliquées seules, peuvent amplifier ou modifier l'effet des GA (Pharis et Kuo, 1977; Ross et al., 1983). Certains travaux semblent montrer que les substances de croissance combinées peuvent modifier la proportion des fleurs mâles et des fleurs femelles (Ross, 1976; Hall, 1977; Tompsett, 1977, 1978b; Puritch et al., 1979; Bonnet-Masimbert, 1982).

Les avantages limités ne valent peut-être pas l'inclusion de ces produits dans la plupart des traitements d'induction des cônes. Nous avons beaucoup à apprendre sur les combinaisons des régulateurs de la croissance et sur leur action dans l'induction florale.

Avec différents engrais, les GA ont souvent été utilisées en combinaison avec des traitements culturaux (annexe 8). Plusieurs chercheurs ont essayé le nitrate de calcium ($Ca[NO_3]_2$ (Ross et al., 1981; Pollard et Portlock, 1981a, b, 1984); ce produit renforce généralement l'effet de la $GA_{4/7}$. Ross (1978) a trouvé que chez Pseudotsuga menziesii, le nitrate constituait une meilleure source d'azote que l'ammonium pour promouvoir l'induction des cônes mâles en réponse à l'application de la $GA_{4/7}$ (et d'un stress hydrique). Les engrais appliqués en conjugaison avec la $GA_{4/7}$ ont peut-être un certain effet sur l'efficacité de la GA et sur le sexe des cônes en formation. Ils sont associés trop libéralement à plusieurs autres

traitements, souvent avec des résultats limités et non significatifs. Dans bon nombre des premiers travaux, on cherchait surtout à induire la formation de cônes par tous les moyens possibles plutôt que d'évaluer soigneusement un nombre limité de variables. Cette situation complique l'évaluation ou la reproduction de ces expériences.

Résumé et suggestions de recherche

Il y a beaucoup de façons de stimuler la floraison des arbres matures et des arbres juvéniles ou qui ne sont pas dans une période de floraison. En général, les résultats ont été meilleurs avec les premiers qu'avec les autres. Il existe beaucoup de traitements culturaux assez simples qu'on peut appliquer seuls ou en combinaison et qui favorisent la floraison. La plupart des traitements culturaux n'ont pas d'effet prolongé et doivent être répétés avant chaque récolte. Certains comportent des risques d'endommagement ou de destruction des branches ou des arbres traités. Beaucoup de ces traitements amplifient seulement le cycle naturel de floraison d'un arbre et ont très peu d'effet dans les saisons de repos. Avec une mauvaise synchronisation et des méthodes inadéquates, ce fait a conduit à beaucoup de résultats contradictoires. Il faut appliquer les traitements culturaux avant l'époque naturelle d'initiation florale, malgré que le moment précis de l'application reste inconnu pour la plupart des espèces. Il faut aussi penser à la période entre le moment de l'application et celui où elle fera effet. Il se superpose à ces variables des variations dans le développement, les cycles naturels et la physiologie de différentes espèces. Il ne faut pas être surpris si les traitements culturaux mêmes les plus simples ne produisent pas toujours les résultats attendus.

L'utilisation des GA est l'un des traitements d'induction florale et d'optimisation de la floraison les plus récents et les plus prometteurs avec les conifères. Il y a déjà longtemps que la GA_3 est utilisée avec de bons résultats sur les Cupressacées et les Taxodiacées, mais ce qui est encore plus intéressant, ce sont les succès récents avec des mélanges non polaires de $GA_{4/7}$ sur les Pinacées. Comme c'est le cas avec les traitements culturaux, les résultats sont très variables et cela tient à des différences entre espèces, à la synchronisation, aux méthodes d'application et à la forme de la GA utilisée. Le mode d'action des GA sur l'induction florale est toujours débattu; en outre, la biochimie et le métabolisme de ces substances sont complexes. Les travaux de recherche dans ce domaine sont fondés sur des techniques de laboratoire éprouvantes. Il existe d'autres régulateurs de la croissance qui ne stimulent pas la floraison chez les conifères, mais qui modifient les effets de la GA. On n'a pas encore découvert d'effet de la GA sur l'induction florale des feuillus, cependant que certains retardateurs de la croissance ont un effet sur certains arbres fruitiers de vergers. La mise au point de combinaisons optimales de traitements culturaux et de traitements à la GA devrait éventuellement permettre d'obtenir une floraison précoce ou améliorée de la plupart des conifères. Ainsi, les pépiniéristes, les généticiens spécialistes des arbres et les exploitants de vergers à graines auront à leur disposition des moyens commodes d'obtenir une floraison précoce et une abondante semence améliorée sur le plan génétique pour le reboisement.

Les combinaisons de méthodes culturales et d'application de la GA donnent souvent des résultats spectaculaires, même sur des arbres juvéniles et des sujets dont la floraison laisse à désirer. Le nombre de combinaisons

possibles des traitements est pratiquement illimité; la diversité des résultats obtenus avec les traitements combinés en fait foi. La GA et les traitements culturaux produisent souvent un effet synergique et il semble, en outre, que beaucoup de traitements adjuvants renforcent l'efficacité de la GA.

Avant de procéder à des expériences sur la synchronisation précise des traitements environnementaux, culturaux et avec des régulateurs de la croissance, il y aurait lieu de déterminer l'époque de l'initiation florale. Il y a moyen de préciser considérablement la date et la durée des traitements visant à optimiser la floraison dans la plupart des espèces. Parmi les exceptions, citons le cas des Cupressacées et peut-être de Tsuga heterophylla chez les Pinacées. Il faut faire correspondre les traitements à un trait morphologique prévisible et facilement vérifiable comme l'élongation des pousses latérales chez les Pinacées. Il faut faire ce travail avec soin sur toutes les espèces, ce qui peut exiger l'étude anatomique des bourgeons et du développement des rameaux en cours de traitement.

Même s'il n'y a à peu près pas de recherche sur l'optimisation de la floraison des feuillus et qu'il faut en faire sur les espèces à la floraison maigre ou tardive, la recherche sur les conifères progresse rapidement. Il faudrait orienter davantage la recherche concernant l'induction florale sur du matériel clonal ou des semis en contenants, au lieu de se livrer à des expériences mal contrôlées sur le terrain. La méthode des arbres en contenants a donné d'excellents résultats avec plusieurs conifères, et il serait intéressant de l'essayer sur les feuillus. Il est possible d'obtenir une floraison abondante sur de petits arbres dans une superficie limitée, bien qu'il faille vérifier la rentabilité de cette technique. La croissance précoce et accélérée d'un stock juvénile en contenants, suivie de traitements d'induction florale, donne aussi des résultats encourageants. Le stock en contenants se prête idéalement aux expériences d'induction florale en environnement rigoureusement contrôlé et avec l'application d'un traitement ou d'une combinaison de traitements. De cette façon, les nombreuses ambiguïtés qui apparaissent lors d'études documentaires peuvent être levées et la répétition d'erreurs coûteuses peut aussi être évitée. Il serait sans doute préférable d'entreprendre la recherche sur les feuillus à partir du matériel en contenants plutôt qu'à partir d'arbres au champ.

Il serait utile de déterminer les traitements requis pour obtenir la floraison optimale de chaque espèce commercialement importante. Le terme de floraison optimale s'applique à la proportion de chaque sexe aussi bien qu'au nombre de fleurs et à la capacité de l'arbre à porter des cônes ou des fruits jusqu'à la maturité, à un taux raisonnable d'avortements. Nous manquons de méthodes d'induction des cônes mâles sur les arbres juvéniles des Pinacées.

Les traitements à la GA_3 chez les Cupressacées et les Taxodiacées sont très efficaces, mais il faudrait trouver des façons de réduire la durée du traitement et de déterminer à quels moments précis on peut optimiser l'induction et influencer le sexe des cônes. Des essais avec la GA_3 à différentes photopériodes et en environnement contrôlé devraient nous livrer des renseignements utiles pour le choix du sexe des cônes.

Chez les Pinacées, l'induction des cônes à la $GA_{4/7}$, combinée aux traitements culturaux gagne rapidement d'efficacité. Cependant, la synchronisation des applications est encore plus critique que chez les

Cupressacées parce que, chez les Pinacées, la différenciation des bourgeons floraux semble être en rapport avec les stades fixes du développement des bourgeons. De nouvelles recherches dans des conditions soigneusement contrôlées qui feraient appel à la $GA_{4/7}$ avec des traitements culturaux limités, sont nécessaires pour raffiner la technique, c'est-à-dire la rendre répétable et rentable. Parallèlement aux expériences avec du matériel en contenants, il faut des études sur le développement pour déterminer les méthodes et moments optimaux d'application, et découvrir les causes d'une mauvaise ou d'une bonne induction des cônes.

Il faudrait continuer la recherche dans le but d'affiner les applications d'engrais pratiquées pour induire ou optimiser la floraison dans les vergers à graines du type classique. Il sera peut-être nécessaire d'ajuster la synchronisation du traitement et de perfectionner les formes d'application pour obtenir un meilleur résultat. L'élagage des racines est un instrument efficace lorsqu'il est employé dans les jeunes vergers à graines, mais les résultats sont encore fort variables. Les méthodes sont différentes, de même que les conditions d'un verger à l'autre, l'époque des traitements et la réponse des espèces. Il est important de poursuivre l'expérimentation, mais les travaux devraient être taillés à la mesure des problèmes locaux, des espèces et des conditions considérées. Par exemple, l'élagage des racines peut être une opération essentielle quand on travaille en terrain humide, mais elle peut être nuisible quand on travaille en terrain sec.

Il faudrait mener certains travaux de recherche fondamentale afin de déterminer le moment où se produisent les tous premiers changements biochimiques associés à l'initiation florale. Les techniques immunocytochimiques pourraient être adaptées aux études d'initiation florale des arbres forestiers, comme ce fut le cas avec les angiospermes herbacées. Cela permettrait de trouver avec une grande précision le moment exact de l'initiation florale, ce qui nous indiquerait à quel moment prescrire les traitements d'induction florale.

Plusieurs théories circulent sur le sujet, mais on ignore toujours la fonction des GA dans la floraison. Il est nécessaire de poursuivre la recherche fondamentale sur les GA endogènes (et sur les autres régulateurs de la croissance) dans les arbres qui passent de la phase juvénile à la fructification et tout au long du cycle de croissance annuelle. En outre, l'évolution des GA de source exogène doit être élucidée car il y a beaucoup de formes de GA et leur métabolisme est mal connu. Dans ce sens, des résultats sont possibles avec les techniques de marquage radioactif des GA et d'autoradiographie de tissus lyophilisés. Il faut aussi déterminer l'effet de différents traitements culturaux visant à induire la floraison par action sur les régulateurs endogènes de la croissance. Le rapport entre la floraison et des transformations observées au niveau des hydrates de carbone et de certains acides aminés devrait être étudié. Même si l'on cherche d'abord à induire la floraison des arbres forestiers, il est important de comprendre comment les traitements d'induction agissent sur la floraison.

La plupart des spécialistes de l'induction florale sont convaincus que les graines obtenues des cônes induits sont comparables en qualité aux graines naturelles. Leur conviction repose sur le fait que la plupart des traitements d'induction sont de courte durée et qu'ils précèdent tous la maturation des graines d'au moins un an. Cependant, la floraison à l'excès peut conduire à

l'avortement des ovules, des graines, des fleurs et des cônes, et donner peut-être des graines de mauvaise qualité à cause d'une âpre concurrence pour les ressources. Cette constatation vaut particulièrement pour les arbres de petites dimensions, mais cela ne pose aucun problème avec les arbres en contenants. Les arbres ne peuvent produire qu'une quantité donnée de semences. Il faut donc examiner sur une base permanente les semences produites afin d'amasser des données convaincantes pour prouver que les traitements d'induction florale donnent des semences de grande qualité.

CHAPITRE 5

POLLEN ET POLLINISATION

Introduction

Chez tous les conifères des régions tempérées boréales, le développement des microsporanges (sacs polliniques) commence dans les bourgeons floraux avant la période de dormance hivernale (chap. 2). Toutefois, le stade de formation des microsporanges atteint avant cette période de repos varie d'une espèce à l'autre. Il semble que chez la plupart des feuillus des régions tempérées l'initiation florale s'effectue avant la dormance, mais le stade de développement floral atteint est mal décrit. Le développement est rapide après la sortie de dormance. Chez la plupart des essences forestières, la méiose, la microsporogenèse, la formation du pollen et la pollinisation s'effectuent en quelques semaines ou quelques mois. La formation des grains de pollen, leur morphologie et les mécanismes de pollinisation sont différents chez les conifères et les feuillus, et à l'intérieur de chaque groupe il existe des variations d'espèces. L'époque de la pollinisation et sa durée varient selon les espèces et selon la latitude, l'altitude, le site et la température. Bon nombre des stades de formation des grains de pollen et de la pollinisation peuvent être dirigés de façon à augmenter la production de graines.

Méiose et formation des grains de pollen

Chez les conifères, les cônes staminaux ou les cônes mâles sont formés de nombreuses microsporophylles portant chacune deux microsporanges (Pinacées) ou plus (Cupressacées et Taxodiacées) sur leur face abaxiale (loin de l'axe du cône). Chez les angiospermes, chaque étamine est formée de deux anthères constituées chacune de deux microsporanges unis (Foster et Gifford, 1974). Dans chaque microsporange, il se forme de nombreuses cellules sporogènes qui subissent une méiose pour aboutir à une tétrade de microspores. Chaque microspore se transforme en un grain de pollen (Owens, 1982).

Les cônes mâles des conifères passent l'hiver en dormance à différents stades de développement (fig. 5,1). Cette période peut commencer lorsqu'ils sont au stade sporogène comme chez Pinus (Kupila-Ahvenniemi et al., 1978; Owens et Molder, 1977c; Owens et al., 1981b) ou au stade pré-méiotique de cellule mère des grains de pollen comme chez Picea et Abies (Sarvas, 1974; Moir et Fox, 1975; Owens et Molder, 1977d, 1979a, 1980a; Singh et Owens, 1981a, b; Harrison et Owens, 1983). Chez ces derniers, la méiose et la formation du pollen surviennent après la période de dormance hivernale. Des études ultrastructurales de cellules sporogènes en dormance de Pinus (Kupila-Ahvenniemi et al., 1978; Cecich, 1984) et des cellules mères des grains de pollen de Pseudotsuga (Singh et al., 1983) ont révélé qu'il n'y a pas de vraie <<dormance>> mais qu'il se produit pendant tout l'hiver plutôt des modifications nucléaires et cytoplasmiques. Cette période est appelée plus correctement période de vie ralentie plutôt que dormance. Il n'existe aucune étude semblable pour les genres Abies ou Picea.

Chez Larix, Pseudotsuga, Thuja et Tsuga, la méiose commence à l'automne, puis est interrompue lorsque les cellules mères des grains de pollen atteignent le stade pachytène ou diplotène diffus (Eriksson, 1968a; Eriksson

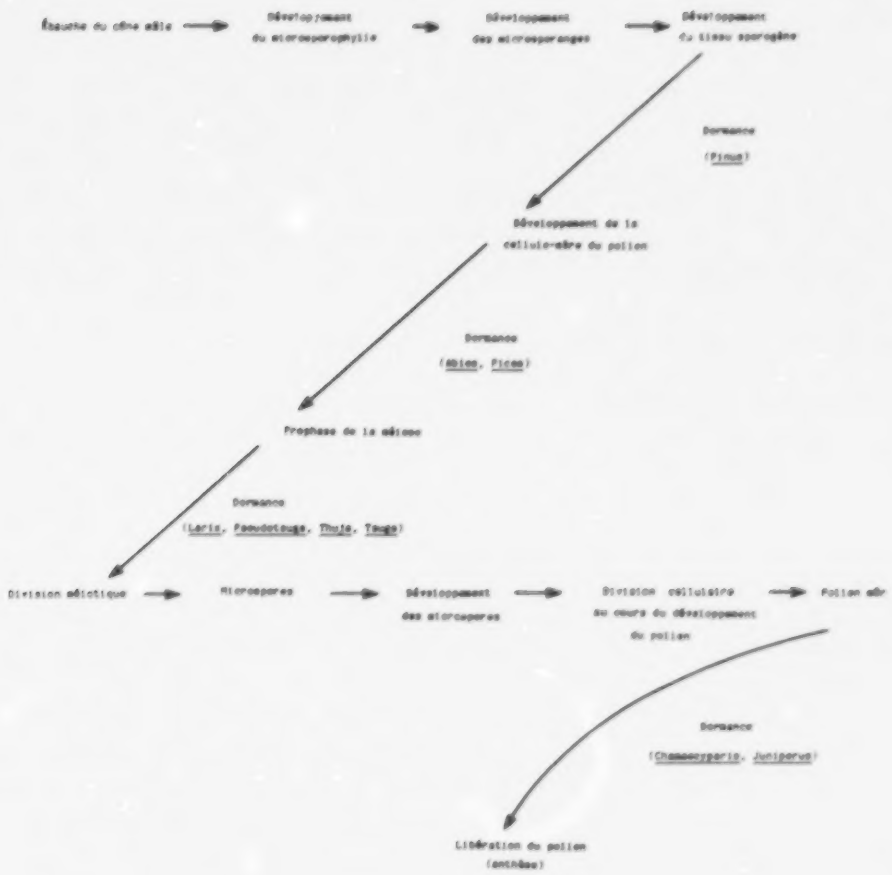


Figure 5,1. Stades du développement des cônes mâles et de formation du pollen et époques de dormance chez différentes espèces (extrait d'Owens, 1982).

et al., 1970a, b; Owens et Molder, 1971a, b; Hall, 1982). À la sortie de la période de dormance, la méiose est complétée rapidement et elle est suivie par la formation des grains de pollen.

Chez Chamaecyparis et Juniperus, la méiose et la formation des grains de pollen s'effectuent avant la période de dormance hivernale (Owens et Molder, 1974b). Les cônes staminaux en dormance contiennent des grains de pollen secs à maturité et l'examen microscopique n'a révélé aucune modification structurale pendant l'hiver.

Les températures hivernales peuvent avoir un effet sur les bourgeons floraux et la qualité du pollen (Eriksson et al., 1970a). Une incidence plus élevée d'anomalies des grains de pollen de Larix en Suède a été signalée lorsque les cellules mères des grains de pollen dépassent le stade diffus avant la période de dormance hivernale (Ekberg et al., 1967; Eriksson, 1968a, b). Chez les arbres transplantés dans des vergers à graines des régions froides, il pourrait donc y avoir une incidence plus élevée de nonviabilité ou d'anomalies des grains de pollen.

Luomajoki (1982) a indiqué les dates du début de la méiose après la sortie de dormance pour sept conifères et quatre feuillus. Il en a conclu qu'il n'existait pas de seuil thermique soudain nécessaire pour le début de la méiose au printemps et que les facteurs Q_{10} (écarts de la vitesse de développement pour une plage de 10°C) ont peu de valeur comme indicateurs du développement méiotique. Seul Sarvas (1972) a recueilli suffisamment de données por montrer l'existence d'une régression, valable pour la méiose, au moyen des températures.

Plusieurs études effectuées au microscope optique ont suivi la séquence normale de la méiose des cellules mères des grains de pollen chez les conifères (Zenke, 1953; Mergen et Lester, 1961; Mergen et al., 1963; Chandler et Mavrodineanu, 1965; Livingston, 1971a; Moir et Fox, 1975; Ho et Owens, 1974a, b; Seido, 1979; Luomajoki, 1982) et les stades pré-méiotiques et du début de la méiose au microscope électronique (Willemse, 1971a, b; Dickinsen et Bell, 1976; Kupila-Ahvenniemi et al., 1978; Singh et al., 1983; Cecich, 1984). Vasil (1978) a étudié les quelques documents disponibles sur l'ultrastructure de la pré-méiose, de la méiose et de la formation des grains de pollen chez les gymnospermes. Il existe peu de travaux sur les stades de la méiose chez les feuillus (Luomajoki, 1977, 1982).

La méiose est un phénomène complexe sensible aux perturbations causées par le milieu et susceptibles de réduire la viabilité ou la vigueur des grains de pollen. Plusieurs expériences ont montré que chez les conifères, le froid et la chaleur (Christiansen, 1960; Eriksson, 1970; Jonsson, 1974; Luomajoki, 1977; Andersson, 1980) (Sarvas, 1972) provoquent des anomalies de la méiose. L'état physiologique de l'arbre peut également avoir un effet sur l'avortement des grains de pollen. Chandler et Mavrodineanu (1965) ont relevé un nombre accru d'avortements des grains de pollen dus à des anomalies de la méiose chez des arbres croissant dans des milieux très secs. Il semble que bon nombre d'anomalies soient réversibles (Jonsson, 1974) et ne provoquent aucun dommage permanent, alors que d'autres peuvent produire des grains de pollen anormaux et des grains de pollen à faible vigueur ou viabilité. Selon Luomajoki (1977), des températures basses peuvent causer des dommages irréversibles entraînant des anomalies permanentes de la méiose. Des doses relativement élevées de rayons gamma ont également induit diverses aberrations chromosomiques et anomalies des grains de pollen chez Larix (Erriksson et al., 1966). La fréquence d'anomalies de la méiose est généralement faible, mais dans certaines conditions elle peut excéder 50 % des cellules mères de pollen (Jonsson, 1974). Les résultats d'une expérience portant sur l'effet de températures basses sur la formation des grains de pollen chez quatre espèces de Larix ont donné respectivement 92 et 84 % de grains de pollen stériles chez L. decidua et L. siberica (Ekberg et Eriksson, 1967).

Après la méiose, les tétrades de microspores haploïdes restent à l'intérieur des cellules mères des grains de pollen pendant un court moment. Elles ne tardent pas à gonfler puis à se libérer, pour se trouver en suspension dans le liquide du microsporange dans lequel s'effectuera la formation des grains de pollen (Singh, 1978).

Il existe deux types de division cellulaire pendant la formation des grains de pollen chez les conifères des régions tempérées boréales (fig. 5,2 et 5,3) (Sterling, 1963; Singh, 1978). Chez les Pinacées, la microspore se divise de façon inégale, donnant une petite cellule prothallienne en forme de

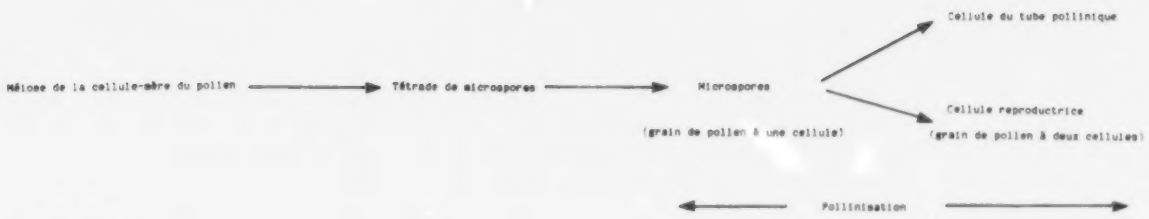


Figure 5,2. Formation du pollen chez Chamaecyparis, Juniperus, Taxus et Thuja (extrait d'Owens, 1982).

Figure 5,3. Formation du pollen chez Abies, Larix, Picea, Pinus, Pseudotsuga et Tsuga (extrait d'Owens, 1982).

lentille et une grosse cellule embryonnaire. La cellule embryonnaire se divise ensuite inégalement et donne une deuxième petite cellule prothallienne et une grosse cellule, l'initiale de l'anthéridie. Les cellules prothalliennes n'ont aucune fonction connue. L'initiale de l'anthéridie se divise en une grosse cellule du tube pollinique et en une petite cellule reproductrice. Les grains de pollen peuvent être libérés au stade de quatre cellules ou au stade de cinq cellules après la division normale de la cellule reproductrice en une cellule du pied et une cellule du corps (fig. 5,2). La cellule du corps forme les deux gamètes mâles après la pollinisation (chap. 6). En général, chez les Pinacées les grains de pollen sont gros et dans certains genres (fig. 5,4 à 5,6) ils sont pourvus de ballonnets (ailes) alors que d'autres ne le sont pas (fig. 5,7 et 5,8); les réserves se présentent sous forme d'amidon (Sterling, 1963; Owens, 1982; Owens et Molder, 1971b, 1975c, 1977c, d, 1979a, b, 1980a; Owens et al., 1981b; Singh, 1978; Singh et Owens, 1981a, b). Les Podocarpacées et les Araucariacées, se trouvant en grande partie dans l'hémisphère austral, se développent de la même façon sauf que les cellules prothalliennes continuent à se diviser pour former du tissu prothallien sans fonction (Singh, 1978).

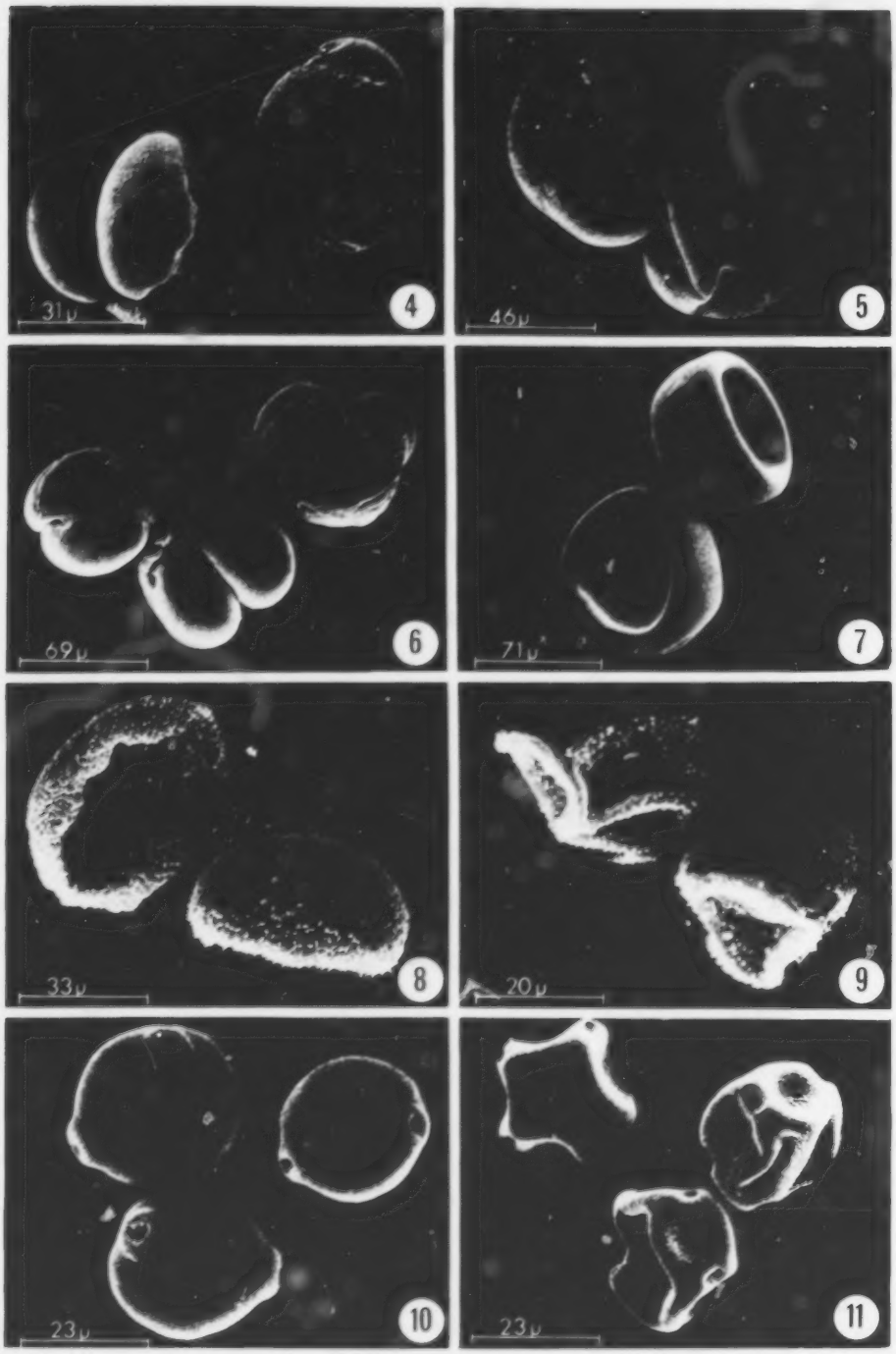
Chez les Cupressacées, les Taxodiacées et les Taxacées, les grains de pollen en comportent pas de cellules prothalliennes. Chaque microspore se divise en une cellule du tube et une cellule reproductrice (fig. 5,3) et les grains de pollen sont libérés au stade unicellulaire ou bicellulaire. La cellule reproductrice donne naissance à deux gamètes mâles après la pollinisation. Dans ces familles, les grains de pollen sont petits, dépourvus de ballonnets, couverts d'ornementations orbiculaires (fig. 5,9) et les réserves se présentent sous forme de gouttelettes huileuses (Sterling, 1963; Li, 1975; Owens, 1982; Owens et Molder, 1974b; Owens et al., 1980; Singn, 1978).

Chez les feuillus, la formation des grains de pollen s'effectue comme chez le dernier type précité et les grains sont libérés au stade binucléé. Chez la plupart des angiospermes, les grains de pollen sont libérés au stade binucléé (deux cellules), soit une cellule végétative et une cellule reproductrice. Cette dernière donne naissance à deux gamètes mâles après la germination. Les grains de pollen à trois cellules (trinucléés) comprennent une cellule végétative et deux gamètes mâles. Les grains de pollen trinucléés contiennent tous les précurseurs de la croissance du tube pollinique, et la germination se produit ordinairement en quelques minutes (Heslop-Harrison et Heslop-Harrison, 1982). La germination et la croissance du tube pollinique des grains de pollen binucléés sont généralement plus lentes (Cresti et al., 1977). Il existe beaucoup de données sur les modifications physiologiques et des ultrastructures pendant la germination et la croissance du tube pollinique chez les plantes herbacées (voir Cresti et al., 1977; Heslop-Harrison et Heslop-Harrison, 1982), qui dépassent la portée de la présente étude, mais nous possédons peu de données sur les feuillus. Seule la formation des grains de pollen de Quercus (Conrad, 1900; Larson, 1965) et de Populus (Nagaraj, 1952) a été étudiée en détail et il s'agit dans les deux cas de grains de pollen binucléés. Les grains de pollen de Quercus ont été décrits par Olsson (1975). La morphologie des grains de pollen a été décrite de façon poussée dans les textes de palynologie. En général, les grains de pollen des feuillus sont petits, dépourvus de ballonnets, dotés de pores bien visibles et couverts d'ornementations à la surface (fig. 5,10 et 5,11) (Foster et Gifford, 1974).

La plupart des stades de la méiose et la formation des grains de pollen ont lieu après la dormance hivernale. La chronologie des phénomènes varie d'une espèce à l'autre, mais elle peut se résumer en cinq stades de formation, à savoir: la division pré-méiotique, la division méiotique, la formation des microspores, la division cellulaire et l'anthèse. La durée de chaque stade varie d'une espèce à l'autre et selon la température. Le temps écoulé entre la sortie de dormance des bourgeons floraux et l'anthèse peut varier de 1 semaine seulement chez Chamaecyparis nootkatensis, dont les grains de pollen atteignent la maturité avant la période de dormance hivernale (Owens et Molder, 1974b), à 12 semaines chez Tsuga mertensiana (Owens et Molder, 1975c). Chez Thuja plicata, les cônes staminaux ont besoin d'une succession de jours courts et froids et de jours longs avant que l'anthèse puisse se produire (Pharis et al., 1969; Simak et al., 1974). On trouvera dans la figure 5,12 la phénologie de la formation des grains de pollen pour plusieurs espèces de conifères.

Nous ne connaissons pas les effets de la température sur la vitesse de développement des différents stades. Toutefois, des températures élevées réduiront le temps total nécessaire jusqu'à l'anthèse (Sarvas, 1962, 1965; Winton, 1964; Boyer et Woods, 1973), et il est possible de forcer la formation des grains de pollen pour procéder à leur extraction hâtive. Chez Pinus palustris le fait d'envelopper les branches avec de la toile a augmenté le degré-heures de chaleur accumulée et avancé la floraison de 8,6 jours en moyenne par rapport aux témoins dont les branches n'avaient pas été enveloppées (Boyer et Woods, 1973). Plus la période de formation après la dormance est longue (fig. 5,12), plus on a de chances de forcer les grains de pollen.

Des études sur la formation des grains de pollen et leur qualité devraient accompagner les essais de forçage. Des températures élevées responsables d'anomalies méiotiques (Sarvas, 1972) peuvent également provoquer des



Figures 5,4 à 5,11. Photomicrographies de grains de pollen au microscope électronique à balayage. Figure 5,4. Pinus banksiana. Figure 5,5. Picea glauca. Figure 5,6. Abies lasiocarpa. Figure 5,7. Pseudotsuga menziesii. Figure 5,8. Tsuga heterophylla. Figure 5,9. Thuja plicata. Figure 5,10. Betula. Figure 5,11. Alnus.

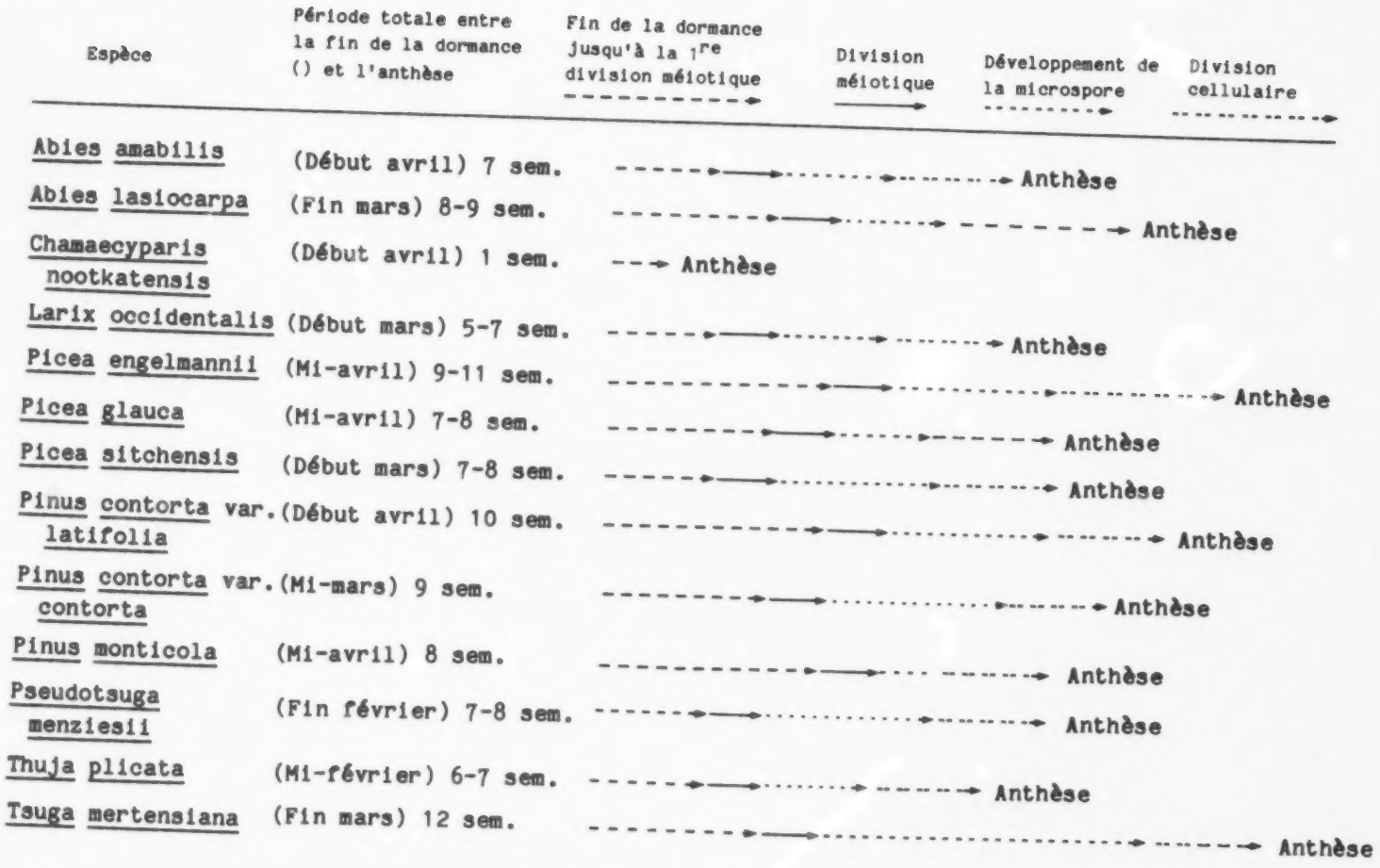


Figure 5,12. Phénologie du développement des cônes mâles après la dormance chez 13 conifères indigènes.

anomalies au niveau de la formation des grains de pollen. Des grains de pollen anormaux ont été observés chez de nombreuses espèces (Hutchinson, 1915; Mehra et Dogra, 1965; Diaz Luna, 1977; Ho et Owens, 1974a, c; Singh et Owens, 1982), tout comme une variation au niveau de la viabilité des grains de pollen (Ekberg et Ericksson, 1967). Différentes causes, y compris la température, peuvent être à l'origine de ces anomalies. Selon Luomajoki (1977), il faut régler et mesurer la température de manière très précise pour les expériences de forçage des grains de pollen. Sarvas (1972) a décrit des enceintes de forçage permettant d'effectuer des mesures précises. Un forçage trop rapide peut diminuer les réserves nutritives et réduire la vigueur des grains de pollen en abrégeant la période pendant laquelle les réserves s'accumulent. Aucun rapport de ce genre d'études sur les essences forestières n'a été publié, mais il y en a un en préparation sur Tsuga heterophylla (A. Colangeli, communication personnelle). En général, la longue période de formation post-méiotique du pollen permet de régler la vitesse de formation chez de nombreuses espèces, mais on n'a pas établi dans quelle mesure les grains de pollen peuvent être manipulés avant que leur formation, leur vigueur ou leur viabilité ne soient atteintes.

Structure des grains de pollen

Voici les références générales sur les structures des grains de pollen: Heslop-Harrison (1971), Stanley et Linskens (1974) et Vasil (1978). Chaque grain de pollen est doté d'une paroi épaisse composée d'une membrane externe très résistante, l'exine, et d'une membrane interne, l'intine. L'exine commence à se former dès que les microspores se séparent de la tétrade. Celle-ci est constituée en grande partie de sporopollénine qui rend le grain de pollen très résistant à la dégradation par des agents physiochimiques et des agents biologiques, et elle peut être plus ou moins ornementée. L'intine est de nature pecto-cellulosique et elle est souvent constituée de couches cellulosiques laminées de protéines. Elle est mise en place pendant la formation des microspores et la division cellulaire à l'intérieur du grain de pollen (Martens et Waterkeyn, 1962). L'intine donne naissance finalement au tube pollinique. Les couches internes de la paroi du tube pollinique sont constituées de callose. Heslop-Harrison (1971) a décrit le processus de formation de la paroi des grains de pollen et indiqué l'origine de leur ornementation chez les angiospermes. Même s'il existe peu d'études de ce genre sur les conifères, il semble que le processus soit le même (Vasil, 1978). La formation de la paroi a été décrite dans le cas de Podocarpus (Vasil et Aldrich, 1970, 1971) et de Pinus (Dickinson, 1971, 1976; Willemse, 1971c). La formation des ballonnets a été décrite chez Podocarpus (Vasil et Aldrich, 1970) et chez Pinus (Dickinson et Bell, 1970).

Il est plus important de comprendre la structure du grain de pollen (Singh, 1978) et la terminologie complexe des spécialistes de la palynologie pour identifier les grains de pollen que pour comprendre la production des graines. Toutefois, l'identification est importante pour la surveillance de la dispersion des grains de pollen et la contamination des vergers à graines et des zones productrices de graines. Les manuels d'identification des grains de pollen (Bassett et al., 1978; Owens et Simpson, 1982) permettent de les identifier jusqu'au genre seulement pour la plupart des arbres forestiers. La variation d'une espèce à l'autre, en particulier chez les conifères, est en général trop minime pour permettre une distinction facile (Bagnell, 1975).

Biologie de la pollinisation

Le plus souvent, la biologie de la pollinisation chez les gymnospermes est traitée en quelques paragraphes sur la pollinisation par le vent et par la mention d'une goutte de pollinisation (Faegri et Van der Pijl, 1979). La biologie de la pollinisation et l'écologie de la pollinisation (anthécologie) se sont développées autour de la pollinisation chez les angiospermes. La terminologie est importante et il faudrait consulter les références de base.

Pollinisation par le vent

Tous les conifères et presque tous les feuillus des régions tempérées boréales ayant une valeur commerciale sont normalement pollinisés par le vent. Pourtant, les ouvrages sur la biologie de la pollinisation traitent presque entièrement de la pollinisation biotique (en grande partie par les insectes). Cette anomalie résulte de la fascination des biologistes pour les interactions complexes entre le pollinisateur et le végétal et pour la coévolution de ceux-ci, et du manque d'intérêt pour les mécanismes passifs de pollinisation par le vent.

Selon Whitehead (1983), la pollinisation par le vent peut réussir si certaines conditions théoriques sont satisfaites, à savoir:

1) la production d'un grand nombre de grains de pollen;
2) la présence des caractéristiques aérodynamiques appropriées chez les grains de pollen;
3) la structure de la fleur (cône) et de l'inflorescence et la position sur la plante telles qu'elles maximisent la probabilité d'entraînement du pollen par l'air en déplacement;
4) la structure et la position des stigmates telles qu'elles maximisent l'efficacité de la réception du pollen;
5) le moment de la libération du pollen prévu dans la saison et la journée pour augmenter les possibilités de pollinisation;
6) un espacement assez faible des plants compatibles;
7) une structure végétative relativement ouverte pour réduire la filtration du pollen;
8) une vitesse du vent dans une plage de vitesses acceptables pour assurer le transport et réduire la dissémination sous le vent;
9) un degré d'humidité relativement bas et une faible probabilité de précipitations, et
10) des signaux environnementaux clairs pour coordonner la floraison.

La pollinisation par le vent est un mécanisme inefficace accompagné d'un gaspillage de pollen, mais qui ne requiert pas la présence ou l'activité d'un autre organisme. Le transport du pollen par le vent comprend des interactions entre la vitesse de chute (terminale) du pollen et la vitesse du vent. Les grains de pollen des angiospermes sont petits en général (20-40 µm), comme le sont ceux de plusieurs familles de conifères, mais chez les Pinacées, la taille des grains de pollen peut atteindre 100 µm (Owens et Simpson, 1982). La densité des gros grains de pollen peut être réduite par les sacs aérifères (ballonnets) et par la déshydratation. Les petits grains de pollen des conifères tendent à être dépourvus de ballonnets. Les grains de pollen disséminés par le vent sont rarement pourvus d'ornementations (Owens et Simpson, 1982), à l'exception de ceux de Tsuga heterophylla; pour qu'il y ait contact, les

épines des grains de pollen (fig. 5,8) doivent s'accrocher dans les poils cuticulaires de la bractée (Colangeli et Owens, 1984).

Tauber (1965, 1967) a traité de l'importance de la filtration et celle-ci a été quantifiée plus tard en forêt (Tauber, 1977). D'une façon générale, la végétation élimine efficacement une grande quantité des grains de pollen. Habituellement, les arbres à feuilles caduques ne sont pas en feuilles au moment de la pollinisation. Des chercheurs ont montré que chez quatre espèces de Quercus, l'expansion du limbe foliaire était retardée tant que les chatons contenaient du pollen. Lorsque les grains de pollen étaient libérés, il y avait une poussée de croissance foliaire (Sharp et Chisman, 1961). Selon ces auteurs, la suspension du développement foliaire facilite la dissémination du pollen. La pluie rabat le pollen de façon efficace (Tsukada, 1982); les petites gouttes sont plus efficaces que les grosses gouttes (Mcdonald, 1962). Heureusement, la libération des grains de pollen provenant de fleurs pollinisées par le vent et de cônes staminaux dépend d'un mécanisme de dessication qui permet en général la libération au moment de la saison et du jour où les conditions climatiques maximisent le transfert des grains de pollen.

L'efficacité de l'interception, c'est-à-dire le rapport entre le nombre de particules qui tombent sur un objet et le nombre de celles qui seraient tombé dans l'espace si l'objet n'avait pas fait obstacle (Tauber, 1965) est un élément important à considérer. La probabilité de contact augmente avec la taille et la densité de la particule et elle est inversement proportionnelle au diamètre de l'objet récepteur: l'interception est plus efficace sur les petites que sur les grandes surfaces. Tauber (1965) a indiqué les effets de l'efficacité de l'interception des grains de pollen de Betula (21 µm) et de Fagus (42 µm): les petits grains de pollen légers ont moins de chances d'être interceptés que les gros grains denses, les petites structures de captage ont une efficacité de captage plus grande que les grandes structures, et la capacité de filtration de la végétation augmente avec la vitesse du vent. L'efficacité de l'interception dans de nombreuses conditions environnementales a été calculée pour plusieurs groupements végétaux et pour les parties florales de diverses structures et en différentes positions (Ogden et Lewis, 1960).

De nombreuses structures stigmatiques maximisent l'efficacité d'interception des grains de pollen. Les grandes surfaces tendent à avoir des couches limitrophes plus épaisses, d'où une efficacité moins grande que les petites surfaces. De petites surfaces subdivisées comme les surfaces stigmatiques plumeuses ou velues de certaines fleurs et de certains cônes sont de meilleurs capteurs que les surfaces uniformes. Les pièces florales réduites qui exposent les stigmates au vent et les inflorescences pendantes qui ressemblent à des chatons (c'est-à-dire les cônes fructifères de l'aulne, du bouleau, du caryer, du peuplier faux-tremble, du chêne et des conifères) sont bien adaptées pour intercepter les grains de pollen en déplacement dans l'air (Whitehead, 1983). De récentes études en soufflerie à l'aide de modèles de plantes à graines fossiles (Niklas, 1981, 1982, 1983; Niklas et Norstog, 1984) et de cônes de conifères contemporains (Niklas et Paw U, 1982, 1983; Niklas, 1984) ont montré que les régimes de circulation d'air étaient turbulents autour de ces structures et que l'impact maximal des grains de pollen se produisait sur les surfaces sous le vent. Une compatibilité aérodynamique s'est donc développée entre les structures morphologiques des cônes de conifères et les grains de pollen transportés par le vent. Des études détaillées des régimes de circulation d'air autour des cônelets et des

écailles de Picea, Larix et Pinus ont montré que la morphologie des cônes et des feuilles et le comportement des grains de pollen dans le vent influent sur la pollinisation (Niklas, 1984).

La chute des grains de pollen sur les surfaces peut également être modifiée par attraction électrostatique (Erickson et Buchmann, 1983). Les végétaux portent des charges superficielles négatives, davantage concentrées vers les extrémités pointues comme les fleurs ou les cônelets et moins que sur les grandes surfaces unies. Les cires cuticulaires possèdent également d'excellentes propriétés diélectriques lorsqu'elles sont sèches. Le grain de pollen a une petite charge négative lorsqu'il est libéré, mais il acquiert une forte charge positive à mesure qu'il est transporté par le vent. Le ralentissement des grains de pollen à cause de la turbulence autour d'une fleur ou d'un cône (Niklas, 1984) peut permettre la chute, et la probabilité de chute est accrue par une attraction sélective de particules ayant des charges de signe contraire. Malheureusement, les avantages de l'attraction électrostatique sont en grande partie théoriques et n'ont pas été éprouvés sur les epèces pollinisées par le vent. McWilliam (1959b) n'a relevé aucune différence de potentiel bioélectrique entre les grains de pollen et les cônes fructifères de Pinus.

La répartition géographique des végétaux est associée à la pollinisation. La pollinisation par le vent augmente en général avec la latitude et l'altitude et elle domine dans les forêts boréales et les forêts d'arbres à feuilles caduques des régions tempérées. Certains milieux sont plus propices que d'autres à la pollinisation par le vent. Par exemple, les forêts boréales composées en grande partie de conifères et situées dans bon nombre de régions montagneuses à fortes précipitations sont constituées de taxons pollinisés par le vent. Plusieurs facteurs contribuent à la fréquence élevée de pollinisation par le vent dans ces régions: le rapprochement des arbres ou le regroupement d'arbres compatibles, un couvert clair à cause des cimes pyramidales étroites, l'emplacement des structures florales à l'extrémité des cimes et la répartition chronologique des précipitations qui ouvre des créneaux propices à la pollinisation par le vent (Regal, 1982; Whitehead, 1983). Regal (1982) est d'avis que la sélection naturelle s'exerce contre les espèces pollinisées par le vent dans les régions aux conditions climatiques irrégulières.

Bien qu'il existe de nombreux ouvrages généraux sur l'écologie de la pollinisation par le vent, il existe peu d'études détaillées. Cela prend tout son sens lorsque l'on considère la structure de la fleur, de l'inflorescence et du cône, la taille et la structure des grains de pollen ainsi que les mécanismes de pollinisation.

Distribution des grains de pollen dans les peuplements naturels

La libération et la dissémination des grains de pollen ont été étudiées par Stanley et Kirby (1973). De courtes études ont été publiées sur les pins du sud des États-Unis (Bramlett, 1981) et Pinus sylvestris (Sarvas, 1967). L'étude de la dissémination des grains de pollen comprend le piégeage des grains de pollen (Sarvas, 1967) ou l'utilisation de grains de pollen marqués (identifiables). Utilisant des techniques de piégeage pour P. echinata, Buell (1947) a constaté que la concentration des grains de pollen parvenus à l'extérieur des peuplements s'amenuisait rapidement par rapport à ce qu'elle

était à l'intérieur de ceux-ci. Wang et al. (1960) ont indiqué que la fréquence des grains de pollen à une distance de 122 et 152 m n'était que de 2 à 5 % de la fréquence à la source. Silen (1962) en a conclu que seule une petite fraction des grains de pollen disséminés par un même Pseudotsuga grandi sur terrain dégagé tombent à une distance de plus de 5 à 10 fois la hauteur de l'arbre. Selon Tsukada (1982), une grande proportion des grains de pollen d'Alnus rubra tombent dans un rayon de 2 km. Colwell (1951) a libéré des grains de pollen radioactifs et a constaté que leur concentration diminuait à mesure qu'ils s'éloignaient de la source. Utilisant des grains de pollen plus marqués au ^{32}P, McElwee (1970) a constaté que la densité du peuplement modifiait la dispersion des grains de pollen, la majorité de ceux-ci tombant entre 30,5 et 76,2 m à l'intérieur des peuplements clairs. Toutes les positions sur la cime des arbres reçoivent environ la même quantité de grains de pollen émis par des arbres avoisinants. Sarvas (1967) a également présenté des données sur la distribution verticale des grains de pollen dans un peuplement. La distribution des grains de pollen dans des peuplements naturels est difficile à étudier, mais elle peut fournir des données de base utiles sur la production de graines pleines.

Distribution des grains de pollen dans les vergers à graines

Les études sur la distribution des grains sont importantes pour l'organisation des vergers à graines et la production efficace de graines. Quand de jeunes arbres commencent juste à donner des structures reproductrices, ceux porteurs de cônes staminaux sont souvent en retard de plusieurs années sur ceux porteurs de cônes fructifères; c'est pourquoi le placement d'arbres producteurs de grains de pollen hâtifs à des positions stratégiques peut aider à éviter les pénuries de pollen. Bramlett (1981) a analysé certains documents portant sur la distribution des grains de pollen dans des vergers à graines. Furukoshi (1978) a effectué une étude poussée de la pollinisation dans les vergers à graines de Cryptomeria et a analysé nombre des problèmes rencontrés ainsi que les solutions de rechange qui peuvent s'appliquer à d'autres espèces. Dans le cadre d'une des premières études, Wang et al. (1960) ont constaté que la plupart des grains de pollen produits dans un verger à graines tombent dans le verger. Furukoshi (1978) souligne que la pratique courante d'écimer les arbres ou de les disposer en haies peut engendrer des problèmes de dissémination à l'intérieur du verger à graines en abaissant la hauteur des arbres producteurs de pollen.

La contamination par du pollen de source extérieure constitue souvent un problème (Franklin, 1971). Isoler le verger des arbres responsables de la contamination ou éliminer ces arbres sont des solutions applicables (Furukoshi, 1978). Asperger d'eau le verger est une méthode couramment utilisée pour retarder la réceptivité des cônelets jusqu'à ce que la libération des grains de pollen par les arbres situés à l'extérieur soit terminée. C'est une solution possible, par exemple, dans le cas de vergers en altitude lorsqu'il existe déjà un retard de réceptivité des cônelets par rapport à la dispersion locale du pollen. Selon Silen (1963) toutefois, en ce qui concerne Pseudotsuga, la libération de pollen par des arbres adjacents au verger peut se produire pendant 20 à 30 jours et il peut être impossible de retarder la réceptivité des cônes fructifères pendant une aussi longue période si la phénologie du verger et des arbres avoisinants est trop semblable. Il a calculé que la libération des graines de pollen progresse en altitude à un rythme de 77 pieds par jour dans le cas de Pseudotsuga.

La contamination par des sources extérieures peut être un facteur particulièrement important, surtout chez les espèces chez lesquelles les grains de pollen sont transportés dans l'ovule selon la règle du <<premier arrivé - premier servi>> (Franklin, 1971), comme chez Pseudotsuga (Owens et Simpson, 1982). Les sources de pollen les plus importantes pour les arbres dans un verger sont les voisins immédiats (McElwee, 1970; Sorensen, 1972). Des études effectuées au cours des dernières années à l'aide de marqueurs géniques, surtout des isoenzymes, ont été utiles pour déterminer la dissémination des grains de pollen et la fréquence de la descendance issue de l'autofertilisation et de la fertilisation croisée (Müller, 1977; Adams et Joly, 1980; Shen et al., 1981). Des techniques semblables faisant appel aux isoenzymes serviraient peut-être à étudier le moment idéal de la pollinisation dans les vergers à graines. Les techniques de marqueurs géniques ont une valeur limitée puisqu'elles ne renseignent que sur le résultat final, la germination des graines; elles ne donnent aucun renseignement sur ce qui s'est passé entre le moment de la pollinisation et celui de la germination, en particulier lorsque peu de graines ont germé. Squillace et Long (1981) ont analysé les méthodes d'évaluation de la contamination du pollen et l'effet sur le gain génétique.

Pollinisation par les animaux

La pollinisation par les animaux a été étudiée à fond depuis le début des années 1900 et il existe une profusion de travaux descriptifs, écologiques et expérimentaux à ce sujet (voir les ouvrages de Jones et Little, 1983; Faegri et van der Pijl, 1979). Toutefois, peu de feuillus commerciaux des régions tempérées boréales et aucun conifère de forêt ne sont pollinisés habituellement par les animaux. Des études détaillées de pollinisation par les insectes des forêts de feuillus ont été publiées seulement pour quelques espèces de Prunus et de Liriodendron (Farmer et Pitcher, 1981). Comme elle ne signifie presque rien au regard des arbres des forêts des régions tempérées boréales, la pollinisation par les animaux (principalement les insectes) n'est pas étudiée et seules quelques conditions générales modifiant la pollinisation ont été mentionnées.

Bon nombre de facteurs insignifiants dans le cas de la pollinisation par le vent deviennent importants dans le cas de la pollinisation par les animaux. Celle-ci est courante dans les groupements végétaux où: 1) la diversité des espèces est grande et les individus éloignés; 2) il n'y a pas de saison où les arbres sont sans feuilles, ce qui entraîne une filtration élevée des grains de pollen transportés par le vent; 3) le taux d'humidité est élevé et la probabilité de précipitations est élevée; 4) il n'y a pas de stimuli clairs pour coordonner la floraison (uniformité de la température et de la longueur du jour); et 5) il y a une grande quantité de vecteurs animaux potentiels (Whitehead, 1983). Ces éléments sont des caractéristiques des forêts tropicales où la pollinisation par les animaux est la plus courante. Bon nombre de ces conditions prévalent également dans quelques forêts des régions tempérées boréales, particulièrement dans le sous-bois de peuplements arrivés à maturité. Bien que ces conditions soient caractéristiques de groupements végétaux pollinisés par les animaux, elles n'excluent pas la pollinisation par le vent.

Mécanismes de pollinisation chez les conifères

L'expression <<mécanisme de pollinisation>> a été utilisée au début pour décrire le processus d'interception des grains de pollen et de pénétration des grains de pollen ou des tubes polliniques dans les ovules de conifères (Doyle, 1945). Ce sujet a été étudié par Doyle (1945), Dogra (1964), Konar et Oberoi (1969a), Singh (1978) et Owens (1980). Chez les feuillus, les interactions entre les stigmates et les grains de pollen seraient comparables du point de vue fonctionnel (chap. 6). Le mécanisme de pollinisation est un point important pour déterminer le moment idéal de la pollinisation et pour effectuer des pollinisations dirigées ou supplémentaires.

Les familles actuelles de conifères ont évolué sur une période de 150 millions d'années (Miller, 1977, 1982; Meyen, 1984). Il semble d'après la structure ancestrale des cônes fructifères et des ovules que la pollinisation s'effectuait par le vent et que chaque ovule produisait une goutte de pollinisation. Il s'agit sans doute du mécanisme de pollinisation à partir duquel d'autres mécanismes se sont développés chez les conifères.

Il existe deux mécanismes d'action pour la goutte de pollinisation. Chez les Cupressacées, les Taxodiacées, les Taxacées et les Podocarpacées, les ovules sont en forme de flacon à col étroit et court duquel est exsudée une goutte de pollinisation (fig. 5,15). C'est une solution limpide et diluée de divers sucres (chez les Pinacées) sécrétée par le nucelle (McWilliam, 1958; J.N. Owens, résultats inédits). Une séquence typique au moment de la pollinisation a été établie par cinématographie chronologique dans le cas des cônelets de Chamaecyparis nootkatensis (Owens et al., 1980). Les cônelets grossissent et s'ouvrent au printemps pour mettre les ovules à nu. Deux ou trois jours plus tard, certains ovules exsudent des gouttes de pollinisation pendant la nuit, qui sont résorbées le jour pour être exsudées de nouveau la nuit suivante. Cette séquence se répète pendant environ deux jours, puis les gouttes de pollinisation sont exsudées pendant la nuit et restent toute la journée pendant deux ou trois jours. Ensuite elles sont de nouveau exsudées pendant la nuit et sont résorbées le jour; finalement, elles sont résorbées de façon permanente et les écailles involucrales grossissent en enfouissant les ovules dans le cône fructifère. Les grains de pollen tombant sur une goutte de pollinisation sont submergés immédiatement dans la goutte. Ceux tombant sur le bord du micropyle avant la formation de la goutte de pollinisation sont absorbés par la goutte lorsqu'elle émerge. Des mécanismes semblables ont été décrits dans le cas de Callitris (Baird, 1953), Thuja (Owens et Molder, 1980b) et Taxodium (Vasil et Sahni, 1964).

Chez Pinus et Picea, une goutte de pollinisation est également exsudée, mais l'ovule est inversé et son extrémité est formée de deux bras micropylaires (Doyle et O'Leary, 1935; McWilliam, 1958; Sarvas, 1962, 1968; Lill et Sweet, 1977; Owens et al., 1981b; Singh et Owens, 1981a; Owens et Blake, 1984). Doyle et O'Leary (1935) ont constaté que la sécrétion de la goutte de pollinisation était un phénomène nocturne et que pendant le jour il y avait peu ou pas de liquide. Suite à cette observation, McWilliam (1958) a laissé entendre que la goutte de pollinisation était produite par guttation, et selon Lill et Sweet (1977), chaque ovule sécréterait une goutte à maintes reprises. Des recherches récentes sur Picea (Owens et Blake, 1984; J.N. Owens, résultats inédits) révèlent que la goutte est sécrétée par un tissu ressemblant à des nectaires qui se trouve à l'extrémité du nucelle; chaque

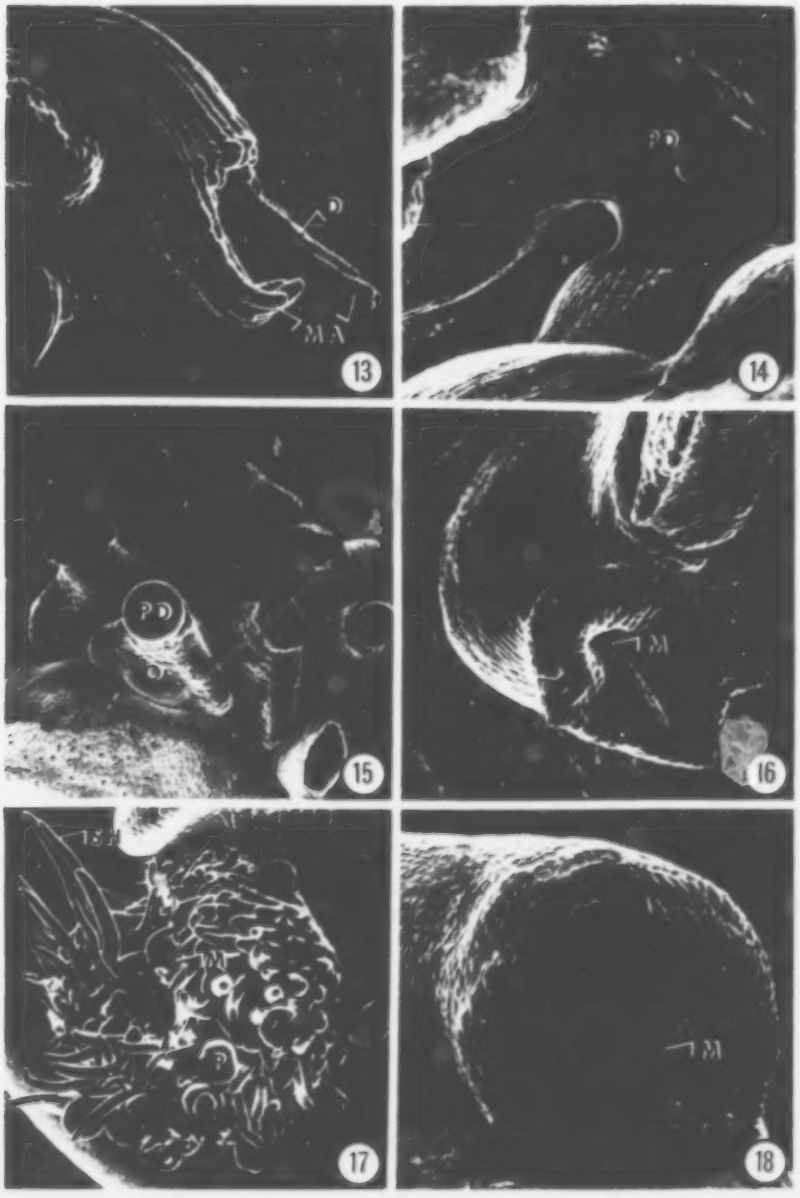
ovule ne sécrèterait qu'une seule goutte. Des recherches sur Pinus (Owens et al., 1981b) et sur Picea (Owens et Blake, 1984) ont également montré que les bras micropylaires sécrètent de minuscules gouttelettes (fig. 5,13) auxquelles le pollen adhère pendant plusieurs jours avant que la goutte de pollinisation soit formée. Le pollen pénètre dans le micropyle lorsque la goutte de pollinisation emplit l'espace entre les bras micropylaires (fig. 5,14).

Chez Abies (Owens et Molder, 1977d; Singh et Owens, 1981b, 1982) et Cedrus (Doyle, 1945), l'extrémité du tégument est en forme d'entonnoir et elle est renflée, mais il n'y a pas de goutte de pollinisation qui se forme (fig. 5,16). Chez Abies (Singh et Owens, 1981b, 1982), de minuscules gouttelettes sont sécrétées à la surface de l'entonnoir, auxquelles le pollen adhère. L'entonnoir se referme alors entraînant le pollen à proximité du nucelle.

Il existe deux mécanismes de pollinisation chez Tsuga. Chez le genre le plus primitif, T. mertensiana, les deux bras micropylaires forment de larges rabats semblables à ceux de Picea qui sécrètent de minuscules gouttelettes auxquelles le pollen adhère. Les deux rabats s'affaissent en englobant les grains de pollen (Owens et Blake, 1983). Chez T. heterophylla et probablement chez la plupart des autres pruches, les grains de pollen sont pourvus d'épines (fig. 5,8, qui adhèrent aux longs poils cuticulaires enchevêtrés à la surface dorsale de la bractée. Lorsque le grain de pollen germe, il se forme de longs tubes polliniques qui plongent dans le nucelle (voir chap. 6).

Chez Pseudotsuga (Allen, 1963; Ho, 1980; Owens et al., 1981a) et Larix (Owens et Molder, 1979c; Villar et al., 1984), l'extrémité du stigmate se développe en deux lobes inégaux recouverts de poils stigmatiques unicellulaires, et le micropyle est une fente trop étroite pour que le pollen puisse y pénétrer. Les grains de pollen se prennent dans les poils du stigmate (fig. 5,17). Ce phénomène dure plusieurs jours, puis les cellules bordant le micropyle s'affaissent et les cellules à la surface des lobes s'allongent, entraînant les poids stigmatiques et les grains de pollen captifs dans le micropyle. Les poils stigmatiques sont entièrement engouffrés dans les deux semaines qui suivent (fig. 5,18). Il n'y a pas de sécrétion sur les poils stigmatiques et aucune goutte de pollinisation.

Le moment idéal de la pollinisation et la durée de la pollinisation véritable sont fonction du mécanisme. Chez les espèces produisant une goutte de pollinisation, la pollinisation la plus efficace se produit lorsqu'une goutte est formée (Owens et al., 1981b; Owens et Blake, 1984). Toutefois, dans le cas des espèces qui sécrètent des gouttelettes sur les bras micropylaires, les grains de pollen sont également recueillis de façon efficace. Des expériences effectuées chez les genres Pinus (Owens et al., 1981b) et Picea (Owens et Blake, 1984) montrent qu'une partie des grains de pollen qui adhèrent aux bras sont transportés dans l'ovule, mais la pollinisation la plus efficace se produit lorsque l'ovule porte une goutte de pollinisation. Les résultats de ces études et d'autres plus récentes de P. glauca (J.N. Owens, résultats inédits) montrent que les ovules d'un cône n'exsudent pas tous de gouttes de pollinisation en même temps. L'exsudation s'échelonne sur plusieurs jours et progresse de façon acropète dans le cône. Par conséquent, les différentes régions de chaque cône sont les plus réceptives à des moments différents. Ce mécanisme a des répercussions évidentes dans les cas de pollinisation dirigée et additionnelle; cela



Figures 5,13 à 5,18. Photomicrographies illustrant les mécanismes de la pollinisation au microscope électronique à balayage. Figure 5,13. Pointe de l'ovule de Pinus où l'on voit les bras micropylaires (MA) qui portent de fines gouttelettes (D). X 110. Figure 5,14. Pointe de l'ovule de Pinus où l'on voit la grosse goutte de pollinisation (PD). X 90. Figure 5,15. Cônelet de Chamaecyparis nootkatensis portant des ovules (O) avec des gouttes de pollinisation. X 50. Figure 5,16. Pointe de l'ovule d'Abies où l'on voit le micropyle (M) ouvert et la pointe du tégument en forme d'entonnoir X 80. Figure 5,17. Pointe de l'ovule de Pseudotsuga portant les poils stigmatiques (SH) qui retiennent des grains de pollen (P). X 80. Figure 5,18. Point de l'ovule de Pseudotsuga après que l'extrémité stigmatique ait été ravalée. X 90.

signifie en outre que le meilleur rendement en graines sur le terrain peut être obtenu (Bramlett et al., 1978) lorsque le pollen atteint les cônelets pendant plusieurs jours.

Chez Pseudotsuga, le pollen s'accumule pendant plusieurs jours et le moment le plus efficace de la pollinisation se situe quatre jours environ après que les cônelets soient devenus réceptifs (Ho, 1980; Owens et al., 1981a). Selon Daniels (1978), la pollinisation par le vent a un effet cumulatif marqué jusqu'entre le septième et le huitième jour. Les résultats montrent l'efficacité du mécanisme d'interception des grains de pollen chez Pseudotsuga. Toutefois, il a été démontré depuis que les premiers grains de pollen à atteindre la surface du stigmate sont entraînés dans l'ovule de préférence à ceux qui arrivent en dernier (Owens et Simpson, 1982). Dans le cas de Picea glauca qui ont été pollinisés à différents moments par du pollen coloré, les grains de pollen appliqués au début étaient les plus susceptibles de fertiliser le plant (R. Ho, communication personnelle). Selon Lill (1974), il semble que la probabilité de pénétration des grains de pollen dans les ovules de Pinus dépende de la quantité appliquée par rapport à la quantité totale présente au moment de l'exsudation de la goutte de pollinisation. Somerville et Sweet (1978) ont démontré depuis que cette hypothèse se vérifiait dans le cas de P. radiata. Des applications artificielles de grains de pollen au bon moment ont exclu de l'ovule la plupart des grains de pollen naturels et elles étaient responsables de 80 % des graines produites.

Il est possible que d'autres mécanismes de pollinisation qui reposent sur un processus de captage, comme chez Abies, Cedrus et Tsuga, puissent avoir de longues périodes de réceptivité, peut-être sans optimum. Ce mécanisme a été démontré chez T. heterophylla où chaque jour pendant plus de deux semaines, des fleurs de cônes fructifères non pollinisées l'ont été, mais la germination des graines était essentiellement la même pour toutes les dates (Colangeli et Owens, 1984).

Pollinisation des feuillus

L'interception des grains de pollen chez les angiospermes est fondée sur certaines interactions entre le stigmate et le grain de pollen. Le stigmate est la partie la plus variable du gynécée. Il forme en général un petit noeud visqueux ou une fente à l'extrémité du style, mais il peut être beaucoup plus développé chez certaines espèces. Les grains de pollen adhèrent au stigmate, en partie à cause de leur propre viscosité (la couche huileuse de l'exine) et en partie à cause de la nature gélatineuse ou papilleuse de la surface stigmatique (Faegri et van der Pijl, 1979). À maturité, cette dernière peut être sèche et porter une couche ou pellicule extracellulaire protéinique déshydratée, mais sans sécrétion exogène, ou être humide et porter une couche semblable, hydratée cette fois. La surface peut être lisse ou à papilles unicellulaires ou pluricellulaires. Le type de stigmate est assez homogène chez les familles d'essences forestières: il est papilleux ou non et sa surface est généralement sèche (Heslop-Harrison et Shivanna, 1977).

Chez les angiospermes pollinisées par le vent, la capture des grains de pollen par le stigmate est parfois facilitée par son exposition hors de l'enveloppe florale et sa grande surface souvent visqueuse (Heslop-Harrison et Shivanna, 1977; Ager et Guries, 1982). On trouve des surfaces stigmatiques visqueuses chez Ulmus (Ager et Guries, 1982), Quercus (Kolpak et al., 1980),

Juglans (Germain et al., 1973), et d'autres végétaux (Fechner, 1979). Les végétaux pollinisés par le vent se caractérisent souvent par de longs filaments qui soulèvent les anthères hors de l'enveloppe florale pour disséminer les grains de pollen dans l'air. Chez d'autres (par exemple Betula, Corylus), les grains de pollen se trouvent entre les écailles de chaton bien serrées et lorsque le chaton se balance sous l'action du vent, les écailles s'ouvrent et les grains de pollen sont libérés (Faegri et van der Pijl, 1979).

Synchronisme et moment de la floraison

Un caractère présentant beaucoup de variation d'une espèce à l'autre et à l'intérieur d'une même espèce est le moment de la floraison des structures mâles et des structures femelles. Il semble, selon Klaehn (1961), que chez les conifères, les cônelets deviennent généralement réceptifs avant que les cônes staminaux situés sur le même arbre libèrent leur pollen. Toutefois, on compte beaucoup trop d'exceptions à ce phénomène pour en faire une règle générale. Une tendance semblable peut se manifester chez les feuillus. Plusieurs études ont montré que les essences forestières sont rarement complètement protandres (les structures mâles arrivant à maturité avant les structures femelles) ou métandres, mais la proportion varie avec les populations. D'après les premières études sur Picea abies, ce phénomène était attribué à la réaction différente des bourgeons des cônes staminaux et des cônes fructifères aux températures chaudes du printemps (Meehan, 1888). Il a été démontré depuis que la floraison à des moments différents des structures mâles et des structures femelles, peut varier au sein d'une population au cours de différentes années (Chung, 1981).

Quelle que soit l'espèce, le moment de la floraison varie à cause des différences inhérentes entre les individus et à cause de la plage de latitudes et d'altitudes sur laquelle une espèce est dispersée (Fowells, 1965; Snyder et Clausen, 1974). Malgré la variation au niveau des stades hivernaux (fig. 5,1), des vitesses de développement du pollen (fig. 5,12) (Owens, 1980) et des besoins encore mal compris de la dormance pour les bourgeons reproducteurs, il existe un chevauchement important des périodes de libération du pollen et de réceptivité des cônelets chez la plupart des conifères. Chung (1981) a analysé en détail les facteurs modifiant le moment de la floraison et les répercussions de ceux-ci sur les populations naturelles et les vergers à graines. Il existe un synchronisme chez Pinus (Wright, 1953; Bramlett, 1973; Grano, 1973; Beers, 1974; Barnes et Mullin, 1974), Abies (Franklin et Ritchie, 1970), et plusieurs autres genres de Pinacées et de Cupressacées (Owens, 1982). Chez les conifères, un développement asynchrone n'est pas en général un obstacle important à l'auto-pollinisation.

Nous possédons peu de données sur le synchronisme dans le cas des feuillus pollinisés par le vent. Farmer et Pitcher (1981) ont résumé les données relatives à plusieurs genres. Chez certaines espèces monoïques, la libération des graines de pollen et la réceptivité des structures femelles dans une même fleur ne sont pas synchronisées. Fraxinus et Populus sont des organismes métandres et Plantanus est protandre, tandis que cette propriété est indéterminée chez d'autres genres comme Quercus. Chez certains genres, comme Liriodendron, la floraison des structures mâles et des structures femelles se chevauche et se produit sur de très longues périodes.

Les essences forestières pollinisées par le vent produisent du pollen en quantité. Les conifères sont des producteurs de pollen particulièrement prodigieux, ce qui crée souvent des <<pluies de soufre>> au moment où la pollinisation est maximale. Les évaluations de la production de pollen sont importantes pour les vergers à graines. Le nombre de grains de pollen produits par sac pollinique ou par cône staminal a été calculé pour plusieurs espèces. La quantité de grains de pollen par cône dépend de la taille des grains et des microsporanges et du nombre de microsporanges par cône staminal. Les petits cônes staminaux comme ceux de Tsuga heterophylla peuvent produire 50 000 grains de pollen environ (Ho et Owens, 1974a), mais ceux qui produisent de très petits grains comme Chamaecyparis obtusa en contiennent environ 198 000 (Saito et Takeoka, 1983). Les cônes staminaux de taille intermédiaire de Larix leptolepis (Yokoyama et al., 1978) et de Pinus contorta (Ho et Owens, 1974c) produisent respectivement 91 000 et 465 000 grains alors que les très gros cônes staminaux de Araucaria peuvent en produire 10 millions (Chamberlain, 1935). Les évaluations varient énormément. Adams (1982) a trouvé que le nombre de grains de pollen par cône staminal chez Pseudotsuga était compris entre 37 310 et 62 960 parmi 8 clones de verger à graines. Ces résultats sont comparables à ceux de Orr-Ewing (1965) et de Ho et Owens (1974b), mais non pas à ceux de Sziklai (1963). Il semble que ce soient les compteurs électroniques qui donnent les résultats les plus uniformes. Des méthodes simples et précises, basées sur des branches et des arbres échantillons dans les vergers à graines, doivent être mises au point pour chaque espèce afin d'évaluer la production des grains de pollen. Aucune évaluation n'a été faite pour les feuillus des forêts.

La proportion des grains de pollen produits qui atteignent le cônelet ou la fleur dans le cas des arbres pollinisés à la fois par le vent et par les insectes est inconnue, mais elle ne représente qu'une infime fraction des grains produits (Stephenson et Bertin, 1983).

Le début, la durée et la vitesse de libération des grains de pollen dépendent de la température. Il semble que la plupart des arbres des forêts des régions tempérées boréales aient besoin de froid (Pharis et al., 1969; Simak et al., 1974; Katsuta, 1975). Toutefois, certains pins du sud des États-Unis n'en ont pas besoin. Lorsque les températures sont favorables, les cônes staminaux de Pinus clausa peuvent libérer des grains de pollen à la fin de novembre ou en décembre (Boyer, 1981). Par contre, P. taeda a une période de dormance et ne poursuivra pas son développement sans qu'il y ait eu refroidissement (2000 heures à 4°C). Une période de froid semble également nécessaire dans le cas des feuillus avant que le développement floral se poursuive. Le besoin de froid est variable chez plusieurs espèces de Populus et d'hybrides, et il semble que les écotypes des régions australes de certaines essences forestières aient besoin d'une exposition totale au froid moindre que celle des essences des régions boréales (Farmer, 1964). Les changements physiologiques qui surviennent dans les bourgeons floraux pendant le refroidissement n'ont pas été étudiés chez les essences forestières, mais seulement dans une mesure limitée chez les arbres fruitiers (Felker et al., 1983).

L'accumulation de chaleur après la période de froid a été utilisée pour prévoir le début de la floraison chez Pinus (Sarvas, 1962; Boyer, 1973, 1978, 1981) et Picea (Sarvas, 1968). D'autres études ont suivi la phénologie des espèces et ont établi une corrélation entre le début de l'activité des

bourgeons au printemps et les températures minimales. Dans le cadre d'une étude portant sur 19 espèces, aucune corrélation évidente n'a été établie entre les températures du moment et la floraison ou la feuillaison, et une variation considérable a été relevée d'une année à l'autre (Ahlgren, 1957). Boyer (1981) a analysé en détail l'utilisation de la température et l'utilisation comme solution de rechange de la somme des degrés-heures ou degrés-jours pour prévoir la libération des grains de pollen.

D'une année à l'autre, la durée de la libération du pollen est très variable chez une espèce et elle est liée aux fluctuations quotidiennes de température et d'humidité. Dans les régions côtières de la Colombie-Britannique, la libération des grains de pollen est maximale pendant le jour (de 10h à 16h) et même si elle peut s'étendre sur nombre de jours ou de semaines, on observe également des moments d'activité maximale pendant cette période (Ebell et Schmidt, 1964). Dans le cas des pins du sud des États-Unis, la durée de la libération a été fixée arbitrairement au plus petit nombre de jours consécutifs nécessaires pour la dissémination de 80 % des grains de pollen. Dans le cas de Pinus palustris, la dissémination requiert un minimum de 5 jours et un maximum de 21 jours et elle s'établit en moyenne à 13 jours sur une période de 22 ans (Boyer, 1981).

Pollinisation dirigée et pollinisations additionnelles

La pollinisation dirigée et la pollinisation additionnelle de masse sont couramment utilisées pour la sélection et l'amélioration des plants forestiers et la production de graines chez les conifères et dans une moindre mesure chez les feuillus. Ces deux types de pollinisation doivent être effectuées au meilleur moment pour obtenir une formation maximale de graines. Plusieurs études ont été effectuées chez les conifères pour établir le moment le plus propice à la pollinisation. Celles-ci associent des études phénologiques soignées du développement des cônelets à des pollinisations dirigées pratiquées à différentes périodes. La plupart des études mettent en corrélation le moment de la pollinisation et le rendement en graines à la fin de la saison de croissance (Bramlett et al., 1978). D'autres études ont établi un lien entre le moment de la pollinisation et la quantité de grains de pollen à pénétrer dans l'ovule ainsi que le rendement en graines (Yokoyama et al., 1973; Somerville et Sweet, 1978; Ho, 1980; Owens et al., 1981a, 1982; Owens et Simpson, 1982; Owens et Blake, 1984). Cette dernière technique, d'application plus difficile, permet d'obtenir des renseignements morphologiques sur les causes de la non-formation des graines. Dans tous les cas, les études phénologiques doivent déterminer des stades reconnaissables du développement des cônelets et ne pas se fonder sur la date.

L'une des premières études de pollinisation dirigée au cours de laquelle des étapes phénologiques ont été surveillées attentivement a porté sur le genre Pinus (Cumming et Righter, 1948). Ces mêmes étapes sont encore utilisées pour la pollinisation dirigée des pins du sud des États-Unis (Bramlett et O'Gwynn, 1981). Plusieurs autres rapports ont été rédigés par la suite sur les techniques de pollinisation de Pinus (Wakeley et Campbell, 1954; Mergen et al., 1955; Lill, 1974; Somerville et Sweet, 1978) et d'autres conifères y compris Tsuga (Nienstaedt et Kriebel, 1955), Pseudotsuga (Orr-Ewing, 1956; Carlson et Hsin, 1976; Daniels 1978) et Picea (Owens et Blake, 1984).

Les différentes méthodes d'applications des grains de pollen dans les cas de pollinisation dirigée sont décrites par Bramlett et O'Gwynn (1981) ainsi que par Matthews et Bramlett (1981). Les auteurs ont formulé des recommandations précises qui s'appliquent en général à l'ensemble des conifères. La pollinisation additionnelle de masse est une méthode d'application à la volée du pollen aux cônelets qui sont exposés aux grains de pollen transportés par l'air. Cette méthode est utilisée pour accroître le rendement en graines dans les vergers et les régions de production de graines. Dans bon nombre de situations, en particulier dans les jeunes vergers, il y a trop peu de pollen aéroporté pour assurer une germination abondante des graines. Dans le cas de Pinus, il est essentiel d'en avoir en quantité suffisante sinon les cônelets avortent (Sarvas, 1962; Sweet, 1973) alors que chez la plupart des autres genres les cônelets se développent, mais le rendement en graines risque d'être très faible (Owens et al., 1981a). Voici d'autres raisons pour utiliser la pollinisation additionnelle de masse: l'introduction de lots de grains de pollen particuliers, une compensation pour un mauvais synchronisme ou une production réduite de grains de pollen locaux, une réduction des effets de mauvaises conditions climatiques au moment de la libération naturelle des grains de pollen, la dilution des apports extérieurs en pollen, le gain génétique accru par panmixie chez les clones obtenus dans les vergers et la production d'hybrides interspécifiques (Bridgwater et Trew, 1981). Bridgwater et Trew (1981) ont également formulé des recommandations relatives à la pollinisation additionnelle de masse et au matériel utilisé à cette fin. Selon Daniels (1978), cette forme de pollinisation a manifestement du potentiel comme méthode pour augmenter la quantité et la qualité génétique des graines dans les vergers. Un rendement accru en graines obtenu de cette façon a été montré à l'aide de différentes techniques dans les vergers à graines de Pseudotsuga (J.E. Webber, communication personnelle) et de Pinus (Hadders, 1977; Bridgwater et Trew, 1981).

Il est possible que la pollinisation dirigée et en particulier la pollinisation additionnelle de masse ne puissent jamais être utilisées de façon aussi étendue chez les feuillus que chez les conifères (Farmer et Pitcher, 1981) à cause de la complexité du processus de pollinisation et de la difficulté que présente la collecte de grandes quantités de grains de pollen chez de nombreux feuillus. Farmer et Pitcher (1981) ont décrit les techniques de pollinisation pour Fraxinus et Liquidambar et ont fourni des renseignements généraux sur Prunus, Juglans, Populus, Quercus, Plantanus et Liriodendron. Les techniques de pollinisation dirigée sont décrites pour plusieurs genres incluant Salix (Argus, 1974), Populus (Knox et al., 1972b), Juglans (Beineke et Masters, 1976), Prunus (Forbes, 1973), Quercus (Ledig et al., 1971), Alnus (White, 1981) et Eucalyptus (Van Wyk, 1981).

Utilisation des grains de pollen

La pollinisation dirigée et la pollinisation additionnelle de masse nécessitent le captage et l'emmagasinage des grains de pollen. Pour ce faire, il faut non seulement des connaissances sur la phénologie du développement des grains de pollen de chaque espèce, mais aussi des méthodes de collecte, d'emmagasinage, d'essais de viabilité et de physiologie des grains de pollen. Récemment la collecte, l'emmagasinage et les essais de viabilité des grains de pollen ont fait l'objet d'études poussées sous les rubriques <<manipulation des grains de pollen>> (Snyder et Clausen, 1974) et <<utilisation des grains de pollen>> (Franklin, 1981). L'emmagasinage, les essais de viabilité et la

physiologie des grains de pollen ont été traités par Johri et Vasil (1961), Rosen (1968) et Binder et al. (1974). Notre objectif est donc de mettre à jour ces études dans les aspects les plus pertinents de la production de graines chez les essences forestières.

Collecte des grains de pollen

Les techniques de collecte des grains de pollen doivent tenir compte de la phénologie du développement des cônes staminaux pour que les collectes soient effectuées au bon moment afin d'obtenir une viabilité et un rendement maximaux des grains de pollen. À cette fin, il faut surveiller les arbres et recueillir les grains de pollen arbre par arbre ou même branche par branche. Les façons de procéder peuvent être propres à chaque espèce et à chaque emplacement. Elles comprennent la collecte de cônes staminaux arrivés presque à maturité et l'extraction des grains de pollen en laboratoire, la pose d'enveloppes autour des branches ou des arbres pour extraire les grains de pollen sur le terrain ou le forçage du développement des cônes staminaux sur des branches ou des arbres coupés.

Seitz (1958) a décrit la collecte à l'automne de branches mâles de peuplier faux-tremble en période de pré-dormance, leur refroidissement et leur forçage pour obtenir des grains de pollen normaux. Beers et al. (1981) ont décrit des méthodes d'échantillonnage pour déterminer la maturité des cônes, et des techniques de forçage et d'extraction pour les genres Pinus taeda et P. elliottii. Kudo (1980) a suivi le développement des cônes staminaux et a déterminé le moment le plus propice à la collecte des grains de pollen chez les espèces des genres Abies, Picea et Pinus, mais les échantillons étaient petits et la variation élevée. Les méthodes de collecte des grains de pollen ont été décrites par Snyder et Clausen (1974), qui ont mis l'accent sur les conditions de forçage à court terme à partir de branches coupées, l'importance du moment opportun pour la collecte et la quantité de cônes staminaux ou de fleurs nécessaires chez différentes espèces pour obtenir des volumes donnés de grains de pollen. Des tables utiles sont fournies et les auteurs ont fait valoir le fait que les dates de floraison d'une espèce constituent des indices utiles, mais que le moment exact varie en fonction de la localité, de l'année et de chacun des arbres. Ils ont analysé une grande partie des documents portant sur le forçage des grains de pollen sur les boutures d'espèces forestières de feuillus. Fowells (1965) et Schopmeyer (1974) ont indiqué les dates de floraison de différentes espèces.

Emmagasinage des grains de pollen

En général, les grains de pollen qui sont bien recueillis, extraits et séchés s'emmagasineront bien alors que même l'emploi des meilleures techniques ne permettra pas l'emmagasinage des grains de pollen qui ont été mal manipulés. La longévité du pollen entreposé augmente en général avec une baisse de la teneur en eau, mais il y a des exceptions (Stanley et Linskens, 1974). Les meilleures méthodes d'extraction comportent un certain contrôle de l'humidité pour réduire la teneur en eau des grains de pollen (Sprague et Snyder, 1981). Après leur extraction, il est possible que ceux-ci aient besoin d'une autre période de séchage (Snyder et Clausen, 1974). Une lyophilisation suivie d'une congélation ultra-rapide est une technique efficace pour prolonger la période d'emmagasinage des grains de pollen (Duffield et Callaham, 1959; Ching et Ching, 1964; King, 1965; Livingston et Ching, 1967; Ching, 1969; Ichikawa et

Shidei, 1971, 1972a, b). Les grains de pollen de Pinus monticola (Ching et Ching, 1964) et de Pseudotsuga (Livingston et Ching, 1967) ont été lyophilisés puis emmagasinés. Le séchage à l'air et l'entreposage au froid avant la lyophilisation ont amélioré la qualité du pollen lyophilisé. Les grains de pollen de plusieurs essences forestières ont été emmagasinés à des températures comprises entre +5°C et -23°C avec une humidité relative comprise entre 0 et 50 % pour une période s'échelonnant de quelques mois à 13 ans, selon l'espèce et la qualité initiale des grains de pollen (Barber et Stewart, 1957; Duffield et Callaham, 1959; Ehrenberg, 1960; King, 1965; Callaham et Steinhoff, 1966; Bingham et Wise, 1968; Alam et Grant, 1971; Bingham et al., 1971; Popnikola, 1971).

En général, le pollen des conifères est plus facile à manipuler et il peut être conservé plus longtemps que celui des angiospermes (Stanley et Linskens, 1974). La période d'emmagasinage pour les grains de pollen viables des angiospermes est mesurée habituellement en jours alors que celle du pollen des conifères est mesurée en mois ou en années. Matthews et Kraus (1981) ont formulé des recommandations relatives à l'emmagasinage à court et à long terme des grains de pollen de pin. Snyder et Clausen (1974) ont indiqué les conditions d'emmagasinage des grains de pollen des conifères. Des recherches poussées sur les grains de pollen de pin (Sprague et Johnson, 1977) montrent qu'une teneur en humidité initiale faible (de 8 à 10 %) était le facteur le plus important pour un bon emmagasinage. Un emmagasinage sous vide est également préférable à un emmagasinage sans vide. Snyder et Clausen (1974) ont analysé et compilé des recommandations relatives à l'emmagasinage des grains de pollen d'angiospermes, incluant plusieurs essences de feuillus. Les grains de pollen de Quercus et de Juglans ont été emmagasinés de façon efficace dans de l'azote liquide (Makhmet et Shlonchak, 1977).

L'étude de l'emmagasinage du pollen par Binder et al. (1974) a porté principalement sur le pollen des gymnospermes. Ces auteurs ont conclu que la respiration des grains de pollen doit être réduite pour conserver les réserves alimentaires et que la température et le degré d'humidité des échantillons emmagasinés constituaient les variables les plus importantes pour assurer la longévité des grains de pollen emmagasinés. Selon Wang (1975), il semble que les <<causes possibles de l'altération des grains de pollen entreposés soient les suivantes: 1) l'épuisement du substrat respiratoire, 2) l'inactivation des enzymes, des hormones de croissance et de l'acide pantothénique, 3) des lésions attribuables à la dessication, 4) l'accumulation de produits secondaires du métabolisme et 5) des modifications des lipides dans l'exine de la membrane enveloppant les grains de pollen et l'autooxydation des lipides...>>

Certaines recherches ont été effectuées sur les modifications structurales et physiologiques pendant l'emmagasinage des grains de pollen des conifères et des angiospermes. Lors d'une congélation ultra-rapide, les lésions mécaniques comprenaient la pseudoplasmolyse, la formation de cristaux de glace et de bulles d'air et des craquelures. Les lésions physiologiques comprenaient une diminution ou une perte totale de la capacité de former de l'amidon et des tubes polliniques (Ichikawa et al., 1970; Ichikawa et Shidei, 1971, 1972a, b). La perte de la capacité germinative chez Populus dépend de l'apparition d'une ou de plusieurs substances inhibitrices apparentées aux protéines (Dhir et al., 1982). Bingham et al. (1964) ont également montré la présence d'une quantité accrue de protéine dénaturée dans les grains de pollen

de pin mal entreposés comme on peut le voir par le nombre accru de bandes de protéines dans les profils électrophorétiques. Un ralentissement de la respiration a été observé dans le cas de grains de pollen de Pseudotsuga conservés dans de mauvaises conditions (Binder et Ballantyne, 1975). Une lésion de la membrane telle que mesurée par la conductivité des produits de lessivage de pollen semble être un autre effet (Ching et Ching, 1964, 1972). Bien que certains modes d'emmagasinage modifient de façon néfaste la viabilité des grains de pollen, nous ne possédons pas de tableau clair de toutes les modifications structurales ou physiologiques qui se produisent. D'après une étude récente, il peut se produire une sélection au détriment des grains de pollen les moins résistants pendant la période d'emmagasinage, ce qui donne des semis plus forts (Mulcahy et al., 1982).

Analyse des grains de pollen

La viabilité ou la qualité du pollen, le plus souvent dans la mesure où cela est lié à l'emmagasinage, a été étudiée par Visser (1955), Binder et al. (1974), Snyder et Clausen (1974), Stanley et Linskens (1974), Goddard et Matthews (1981) et Heslop-Harrison et al. (1984). La viabilité du pollen était mesurée au départ par des essais de germination du pollen et de germination des graines ou des fruits. La capacité germinative des grains de pollen est la capacité de produire des tubes polliniques dans ce que l'on suppose être des conditions optimales de croissance in vitro, et la fertilité des grains de pollen est la capacité de produire des graines normales (Jensen, 1964). Évidemment, les grains de pollen qui germent n'ont pas tous la vitalité pour survivre ou rivaliser et prendre part à la fertilisation. La capacité germinative n'est peut-être pas tout-à-fait adéquate pour mesurer la <<viabilité>> des grains de pollen. Jensen (1964) a montré que les grains de pollen fertiles présentaient invariablement une capacité germinative positive, mais que le contraire n'était pas nécessairement vrai. De la même façon, selon Duffield (1954) les essais de germination du pollen ne constituent pas une évaluation fiable du potentiel fertilisant des grains de pollen. Les essais de viabilité qui donnent également une certaine mesure de la vigueur sont donc très importants.

Les essais portant sur la qualité des grains de pollen ont été largement utilisés (Stanley et Linskens, 1974; Heslop-Harrison et al., 1984). Snyder et Clausen (1974) ont décrit les techniques et compilé les méthodes et les résultats pour de nombreuses angiospermes y compris la plupart des genres de feuillus des forêts. Ils ont indiqué des techniques semblables, mais plus limitées pour plusieurs genres de conifères, en grande partie de la famille des Pinacées. Goddard et Matthews (1981) ont décrit en détail des techniques pour les grains de pollen de pin et mis l'accent sur la nécessité de techniques normalisées qui donnent des résultats vérifiables. Dans quelques études a-t-on analysé les effets de différents minéraux, de substances de croissance et de sucres sur la croissance des tubes polliniques (Echols et Mergen, 1956; Dillon et Zobel, 1957; McWilliam, 1960; Vasil, 1960; Ho et Sziklai, 1971a, b, 1972).

Les essais de germination des grains de pollen effectués avant 1932 lorsque l'on a découvert que le bore était un important stimulant de la germination, ont une valeur discutable (Stanley et Linskens, 1974). Les premiers essais effectués sur des essences forestières comprenaient de vastes recensements des milieux et des conditions (Echols et Mergen, 1956). Stanley

et Linskens (1974) ont décrit plusieurs types d'essais de germination du pollen, mais il est possible que ceux-ci s'appliquent le mieux aux grains de pollen des angiospermes dont la germination est en général rapide et qui produisent des tubes polliniques facilement identifiables. La germination est généralement plus lente chez les conifères (Snyder et Clausen, 1974) et chez certains genres (Pseudotsuga, Larix), le grain de pollen s'allonge (Ho et Rouse, 1970; Ho et Sziklai, 1972a; Allen et Owens, 1972), mais ne forme pas de tube pollinique avant d'avoir atteint le nucelle, ce qui se produit au bout de plusieurs semaines (Allen et Owens, 1972; Owens et Molder, 1979c). Il est difficile de faire la distinction entre le gonflement, l'allongement et la croissance active du tube pollinique. Le niveau de croissance indicatif de la <<germination>> est également difficile à déterminer même dans le cas d'espèces chez lesquelles le tube pollinique a un développement caractéristique. La croissance du tube pollinique peut diminuer avec le vieillissement des grains de pollen (Kuhlwein et Anhaeusser, 1951) et la durée de l'emmagasinage (Cram et Lindquist, 1984), ce qui appuie Duffield (1954) et Dempsey (1962) qui ont proposé d'utiliser la vitesse de croissance du tube pollinique comme mesure du potentiel de fertilisation. À cause des résultats souvent ambigus, en particulier chez les conifères, et du besoin de matériel et de techniques assez précises non disponibles dans certains laboratoires, d'autres techniques d'évaluation de la qualité des grains de pollen ont été élaborées. Toutefois, les essais de germination resteront sans aucun doute une technique standard utile.

Comme les essais de germination, des techniques de coloration ont été utilisées pour évaluer la viabilité du pollen. Binder et al. (1974) ont étudié les documents publiés dans les années 1950 et 1960 et ont conclu qu'aucun test de coloration n'était généralement fiable. Snyder et Clausen (1974) ainsi que Goddard et Matthews (1981) ont également analysé les méthodes de coloration et ont conclu que les techniques ne sont pas largement acceptées et qu'en général, elles sont des indicateurs de viabilité insatisfaisants. Certains colorants, comme l'acétocarmine ou les safranines, sont des colorants histologiques qui ne donnent aucune indication de la viabilité physiologique. D'autres colorants <<vitaux>>, comme le nitro tétrazolium bleu (Hauser et Morrison, 1964) sont basés sur le métabolisme par oxydation des grains de pollen vivants. Avec bon nombre de ces techniques, la coloration dépend non seulement de la viabilité, mais aussi de la température, de la durée d'exposition et de l'espèce. Les résultats ne sont pas seulement exprimés en termes de <<vivant ou mort>>. Des catégories intermédiaires peuvent représenter différents degrés de vigueur ou de dégénérescence. Beaucoup d'épreuves de coloration sont utiles, mais seulement si des épreuves parallèles de germination des graines sont effectuées avec les mêmes lots. Il arrive souvent que des techniciens travaillant avec une espèce puissent mettre au point un test de coloration sûr pour leurs propres besoins. Toutefois, ce test peut ne pas toujours être applicable à une autre espèce ou être utilisé par d'autres techniciens sans avoir à refaire les comparaisons fastidieuses de la germination des graines.

La viabilité du pollen a été vérifiée chez des essences forestières au moyen de sels de tétrazolium comme le chlorure de 2,3,5-triphényltétrazolium (TTC) (Cook et Stanley, 1960; Chira, 1963; Chen, 1981) et le Nitro-BT (Hauser et Morrison, 1964). Une réaction à la peroxydase a été utilisée chez Larix, Pinus, Pseudotsuga et chez plusieurs espèces d'angiospermes (Maurinj et Kaurov, 1956). Le vert de méthyle et la phloxine ont été utilisés pour des

épreuves chez Larix et Betula (Worsley, 1959). Des colorants fluorochromatiques (Ryynanen, 1978) et l'acétocarmine ont également été utilisés avec succès (Heslop-Harrison et Heslop-Harrison, 1970; Heslop-Harrison et al., 1984) de même que de l'iodure de potassium (Jovancevic, 1962). Dans le cadre d'une étude exhaustive des méthodes d'essais sur la qualité du pollen d'angiospermes, Heslop-Harrison et ses collaborateurs (1984) ont conclu qu'il existe une corrélation étroite entre la réaction fluorochromatique, une technique histochimique qui vérifie la présence d'une estérase active et l'intégrité du plasmalemme, et les méthodes de germination in vitro. La rapidité de la plupart des autres essais de coloration est annulée par une fiabilité et une répétabilité faibles. De nouvelles techniques rapides s'appuyant sur la physiologie des grains de pollen ont donc été mises au point.

Les essais de conductance électrique et l'analyse des produits de lessivage sont basés sur l'hypothèse selon laquelle la membrane se modifie et des substances sont lessivées dans l'eau à mesure que le grain de pollen vieillit. Ching et Ching (1976) ont placé des grains de pollen d'Abies, de Pseudotsuga et de Tsuga dans de l'eau distillée et ont examiné les produits de lessivage par absorption des ultraviolets, par la mesure de la teneur en sucres et en acides aminés et par la conductance électrique. Des valeurs élevées obtenues pour ces analyses étaient en étroite corrélation avec les essais de germination sur les mêmes lots de pollen. Des résultats semblables ont été obtenus avec les grains de pollen de Pinus taeda (Foster et Bridgwater, 1979). L'analyse chimique des grains de pollen de pin a révélé que la concentration de sucres et d'acides organiques de faible poids moléculaire était plus forte dans les grains de pollen viables que dans les grains non viables et que cette caractéristique était liée à la capacité de germination in vitro (Stanley et Poostchi, 1962). Goddard et Matthews (1981) ont décrit une technique permettant de mesurer en même temps la conductance électrique de nombreux lots de grains de pollen. Ils ont obtenu de fortes corrélations entre cet essai et la capacité germinative des grains de pollen de P. elliottii et ils en ont conclu que l'altération du pollen s'accompagne d'une perte d'intégrité de la membrane. La quantité de produits de lessivage peut également être un indice de la vigueur des graines de pollen.

La respiration des grains de pollen provenant d'essences forestières a été étudiée par Livingston (1971b), Hygaard (1973), et Binder et Ballantyne (1975). Au cours de la dernière étude, la respiration des grains de pollen de Pseudotsuga a été mesurée au moyen d'une électrode à oxygène Clarke et comparée au nombre de graines pleines. Les chercheurs ont conclu qu'il existait une corrélation positive entre la respiration et la fertilité. Ching et al. (1975) ont constaté que la teneur en adénosine triphosphate (ATP), source d'énergie pour la biosynthèse et la croissance, présentait une corrélation significative avec la capacité germinative des grains de pollen d'Abies, de Pseudotsuga et de Tsuga. Même si les deux essais mentionnés ci-dessus n'exigent que de petits échantillons de pollen et seulement quelques minutes pour les effectuer, il faut du matériel spécialisé. Il n'est pas difficile de faire fonctionner ces instruments, mais ceux-ci sont coûteux. Ces techniques permettent sans doute d'obtenir les résultats les moins ambigus parce qu'elles font appel à des ressources métaboliques mesurables. Dernièrement, des chercheurs ont montré que l'AMP et la GMP cycliques exerçaient des effets physiologiques ou biochimiques régulateurs sur la germination du pollen de Pinus densiflora, mais ces observations n'ont pas été proposées comme épreuve de viabilité (Katsumata et al., 1978).

Physiologie des grains de pollen

Il existe des études complètes portant sur la physiologie des grains de pollen (Johri et Vasil, 1961), la physiologie chez les gymnospermes (Binder et al., 1974) ainsi que sur les ultrastructures et la physiologie (Rosen, 1968). Les deux premières traitent de la physiologie des grains de pollen emmagasinés et en culture, des épreuves de viabilité et de la chimie des grains de pollen. Cette dernière porte sur les sucres, les protéines et les acides aminés, les vitamines, les facteurs stimulateurs et inhibiteurs de la croissance, les enzymes, les isoenzymes, le métabolisme et la respiration. Rosen (1968) a étudié le pollen dans un sens très large, incluant les aspects mentionnés ci-dessus de même que l'ultrastructure et les réactions d'incompatibilité. Il est important de comprendre la physiologie du pollen pour mettre au point des méthodes d'extraction, d'emmagasinage et d'essai de la viabilité. Ces connaissances sont essentielles également pour comprendre les modifications qui se produisent pendant la croissance du tube pollinique in vivo ainsi que les interactions entre les tubes polliniques et le stigmate, le style ou le nucelle (chap. 6).

Les glucides sont non seulement des constituants importants de la paroi des grains de pollen (Heslop-Harrison, 1975), mais ils peuvent se trouver en grande quantité à l'intérieur du grain de pollen sous forme de sucres libres ou d'amidon. Mameli (1952) a eu tort de croire que les végétaux pollinisés par le vent ont des grains de pollen féculents alors que les végétaux entomophyles ont des grains de pollen riches en lipides et en sucres. Chez les conifères, les Cupressacées ont des grains de pollen riches en huile (Owens et al., 1980) et chez les Pinacées les grains de pollen sont remplis de grains d'amidon (Owens et Molder, 1971a). Selon Johri et Vasil (1961), à différentes étapes du développement, les grains de pollen contiennent de l'amidon en grande quantité, mais qui disparaît invariablement pendant la division cellulaire ou au moment de la libération des grains de pollen. Cette observation n'est pas vraie dans le cas des Pinacées chez qui de grandes quantités d'amidon se trouvent dans les tubes polliniques qui franchissent le nucelle (J.N. Owens, résultats inédits). Le principal constituant du sucre libre des grains de pollen varie selon l'espèce. Chez les angiospermes, le sucrose constitue de 20 à 50 % de sucres libres alors que chez les pins, il peut en constituer plus de 93 % (Stanley, 1971). La plupart des grains de pollen contiennent de nombreux sucres solubles. Dans les grains de pollen prélevés chez 15 conifères, on a trouvé du stachyose chez 10 arbres; l'arabinose, le xylose et le galactose s'y trouvaient souvent, fréquemment sous la forme d'hydroxylats de pectine et d'hémicellulose (Stanley, 1971). Chira et Berta (1978/1979) ont identifié 13 sucres dans les grains de pollen de 25 taxons de Pinus et de 7 espèces d'Abies. Dans le cas des grains de pollen de pin, la quantité de sucres solubles diminue beaucoup plus rapidement lorsque les conditions d'emmagasinage sont mauvaises que lorsqu'elles sont bonnes (Stanley et Poostchi, 1962).

Les grains de pollen contiennent en général de 11 à 30 % de protéine totale (Stanley, 1971). La synthèse des protéines augmente au moment de la germination (Mascarhenas et Bell, 1969) et les teneurs en protéines sont plus élevées dans les tubes polliniques à croissance rapide que dans ceux à croissance lente (Stanley, 1971). Des recherches ont montré que la composition en protéine des grains de pollen de Betula se modifiait considérablement avec l'âge. Il semble que toutes les études portant sur les

protéines des essences forestières aient été effectuées sur des grains de pollen non germés ou dont la croissance s'est effectuée in vitro.

Les grains de pollen des gymnospermes ont en général une teneur faible en vitamines du complexe B alors que ceux des angiospermes en sont riches, mais pauvres en vitamines liposolubles (Lunden, 1954). Les teneurs élevées en vitamines, en sucres et en lipides du pollen des angiospermes peuvent être liées à la pollinisation par les insectes puisque les grains de pollen constituent une source d'aliments pour de nombreux insectes pollinisateurs.

Des chercheurs ont identifié des substances de croissance végétale dans le pollen des conifères (Michalski, 1967). Treize régulateurs de croissance, dont trois inhibiteurs, plusieurs auxines, gibbérellines (GA_s) et probablement des cytokinines, ont été identifiés dans les grains de pollen de Pinus radiata (Sweet et Lewis, 1969, 1971). Les gibbérellines GA_3, GA_4 et GA_7 ont été décrites dans les grains de pollen de P. attenuata (Kamienska et Pharis, 1975; Kamienska et al., 1976a). Les chercheurs ont observé de plus que l'activité des gibbérellines se modifiait; de non polaires surtout dans les grains de pollen en dormance, les gibbérellines devenaient plus polaires à mesure que la germination progressait dans le cas de P. attenuata, P. coulteri et P. ponderosa (Kamienska et al., 1976b). Sweet et Lewis (1971) ont montré que l'extraction et la réapplication d'une gibbérelline favorisait la croissance du tube pollinique. Les recherches effectuées avec des grains de pollen d'angiospermes mettent en jeu des auxines, des gibbérellines et des cytokinines au moment de la germination et de la croissance du tube pollinique (Barendse et al., 1970). Les effets de différents régulateurs de croissance ont été testés sur les grains de pollen de P. roxburghii et l'amélioration de la croisance a été observée par l'AMP cyclique; on notait aussi la participation des cytochromes (Dhawan et Malik, 1981). Même s'il semble que les grains de pollen possèdent un système simple qui se prête à l'étude des effets primaires des régulateurs de croissance, leur physiologie est complexe.

Les grains de pollen possèdent en général une activité enzymatique semblable à celle des autres structures végétales (Binder et al., 1974). La plupart des études des enzymes d'essences forestières portent sur des isoenzymes utilisées comme marqueurs génétiques. Bien que l'on ait identifié des isoenzymes dans les grains de pollen de plusieurs espèces d'angiospermes (voir Binder et al., 1974), les études d'isoenzymes des conifères portent en général sur le tissu du gamétophyte femelle haploïde plutôt que sur le grain de pollen, et les chercheurs comparent le tissu du gamétophyte et le tissu embryonnaire diploïde (sporophyte) de la graine (Lewis, 1981).

Plusieurs facteurs peuvent modifier la germination des grains de pollen. De fortes doses de rayonnement (plus de 100kR) diminuent ou empêchent la croissance du tube pollinique alors que des doses inférieures peuvent la stimuler (Mergen et Johansen, 1963; Fujimoto et al., 1964; Clausen, 1973b; Livingston et Stettler, 1973). Livingston (1971b) a constaté qu'un rayonnement faible stimulait la croissance à cause d'une accélération du métabolisme tandis qu'un ralentissement de la croissance à doses plus fortes peut être attribuable à des modifications de la paroi cellulaire ou de la structure de la membrane. De fortes doses de rayonnement ont été appliquées pour inhiber la germination et produire des grains de pollen tués (mentor pollen) chez Populus (Stettler, 1968).

Le dioxyde de soufre (SO_2) contenu dans l'air à plus de 0,75 ppm a diminué la germination des grains de pollen humides de Populus; à la concentration de 1,4 ppm, il a diminué la germination et l'élongation in vitro du tube pollinique des grains de pollen humides de Pinus et de Picea (Karnosky et Stairs, 1974). Les résultats de ces travaux ont montré que le principal effet d'une exposition au SO_2 peut être lié à l'absorption du SO_2 par le milieu de germination. D'autres travaux doivent être effectués pour vérifier la possibilité d'application des études in vitro à des conditions in vivo. Il est possible que les liquides stigmatiques et la goutte de pollinisation deviennent toxiques à cause de l'absorption du SO_2. Les concentrations de SO_2 qui diminuent la germination des grains de pollen et l'élongation du tube pollinique des conifères in vitro sont comprises dans la plage des concentrations indiquée pour les zones dans lesquelles la production de cônes de P. ponderosa est très déprimée (Scheffer et Hedgecock, 1955). Secs, les grains de pollen de P. strobus exposés à l'ozone (O_3) ne présentaient aucun symptôme de morbidité. Toutefois, une fumigation par O_3 des grains de pollen humides diminuait de façon significative le pourcentage de germination, mais elle n'inhibait pas la croissance du tube pollinique des grains de pollen intacts (Benoit et al., 1983). Selon Sidhu (1983), les précipitations acides n'ont aucun effet nocif sur les grains de pollen de Picea glauca si le pH est supérieur à 3,6, mais la germination est réduite jusqu'à 30 % lorsque le pH y est égal ou inférieur. D'après le nombre limité d'observations sur les effets des polluants atmosphériques sur les grains de pollen des conifères, il semble que les mécanismes de pollinisation dans lesquels interviennent la goutte de pollinisation ou des conditions qui autrement hydratent les grains de pollen exposés peuvent accroître les effets nocifs du polluant.

Résumé et suggestions de recherche

La phénologie de la méiose, le développement du pollen et l'anthèse sont des phénomènes hautement variables chez les essences forestières. Les sujets d'espèces qui se sont développés hors de leur aire naturelle peuvent être différents de ceux qui sont restés dans leur aire naturelle et peuvent présenter des anomalies au niveau de la méiose, des grains de pollen, ou de la pollinisation. À l'exception de l'initiation florale, la pollinisation est sans doute l'étape la plus importante et le maillon le plus faible du cycle reproducteur. Toutefois, les causes particulières d'une mauvaise pollinisation sont nombreuses et peuvent varier selon l'espèce et le lieu. L'identification des causes peut accroître de façon importante la production de graines dans les vergers et les régions productrices de graines; toutefois, ces données auront peu de répercussions au niveau de l'amélioration de la production de graines dans des peuplements naturels.

Des études pour déterminer le moment le plus efficace de la pollinisation dirigée ou de la pollinisation additionnelle de masse sont essentielles, mais elles ont été effectuées pour très peu d'espèces. Les techniques utilisées à cette fin comprennent des observations phénologiques et la détermination du moment précis de la pollinisation, suivies de la dissection des grains de pollen, leur dénombrement et une évaluation du rendement des graines. Les méthodes simples dans lesquelles on utilise la coloration des grains de pollen et des marqueurs génétiques (par exemple, des isoenzymes) sont utiles. Toutefois, avant d'effectuer des études exhaustives sur le terrain, il faut comprendre le mécanisme de pollinisation de l'espèce.

Même si l'on connaît les conditions générales favorisant la pollinisation par le vent, nous possédons très peu de connaissances sur la façon dont elles s'appliquent aux différentes espèces dans les peuplements naturels ou les vergers à graines. Nos connaissances sont encore plus restreintes en ce qui concerne la pollinisation par les insectes des feuillus forestiers. Ces études forment une toile de fond essentielle à la détermination des méthodes pour accroître la production de graines.

Il faut effectuer des études pour établir le moment le plus propice à la pollinisation additionnelle de masse, la méthode à utiliser et les avantages de cette pollinisation ainsi que l'effet de grains de pollen précoces ou d'une contamination des vergers par les grains de pollen. La pollinisation dirigée et la pollinisation additionnelle de masse seront de plus en plus utilisées à mesure que le nombre de vergers à graines augmentera. Il faudra obtenir à cette fin des données précises sur les techniques d'exploitation des grains de pollen comme leur forçage, leur collecte, leur extraction, leur emmagasinage, et sur les épreuves de viabilité. Nos connaissances sont limitées sur l'effet du forçage sur la viabilité et la vigueur du pollen. Des essais d'emmagasinage et de viabilité doivent être effectués pour chaque espèce à cause des différences structurales et physiologiques entre le grains de pollen d'espèces différentes. Des méthodes doivent être mises au point pour établir la vigueur des grains de pollen en plus de la viabilité parce que le succès de la fertilisation tient peut-être à un mince écart, pas encore mesurable, dans la vigueur. Les essais de vigueur et de viabilité devraient être liés au rendement des graines par l'utilisation du même lot de pollen. Il faudrait établir le seuil de vigueur des grains de pollen au-dessus duquel la germination des graines est adéquate.

Des méthodes normalisées pour les essais de viabilité et de vigueur devraient être mises au point pour chaque espèce. Les essais de germination peuvent être efficaces pour certaines espèces, mais il est essentiel de posséder des données sur la vitesse de croissance pour déterminer la vigueur. Les essais physiologiques comprenant la conductance électrique, la respiration et la concentration d'ATP sont prometteurs parce qu'ils ont une base physiologique connue qui fait le lien avec la vigueur. Les épreuves fluorochromatiques présentent des évaluations prometteuses aussi bien que rapides, peu coûteuses et fiables de la qualité des grains de pollen, mais d'autres tests doivent être effectués sur les grains de pollen d'essences forestières. Il faut approfondir davantage les transformations profondes au niveau du métabolisme des grains de pollen, de leur chimie et de leur ultrastructure pendant l'emmagasinage, l'hydratation et la germination afin d'établir les conditions optimales d'emmagasinage pour le maintien de la vigueur du pollen.

Des études sur les effets des polluants environnementaux sur la vigueur des grains de pollen devraient permettre d'établir les limites supérieures tolérables de polluants. Ces données peuvent être très importantes dans le cas d'espèces dont les grains de pollen restent hydratés et exposés à l'air pendant des périodes prolongées.

CHAPITRE 6

DÉVELOPPEMENT DU GAMÉTOPHYTE ET FÉCONDATION

Introduction

Le gamétophyte mâle est la petite structure pluricellulaire haploïde issue du grain de pollen et dans laquelle se développent les gamètes mâles. Le gamétophyte femelle est la grosse structure pluricellulaire dans laquelle l'oeuf (les oeufs) se forme(nt) au sein de l'ovule. Le présent exposé porte donc sur la germination du pollen, le développement du tube pollinique, la pénétration dans l'ovule et le développement de l'ovule avant la fécondation. La fécondation comprend spécifiquement la libération des gamètes mâles et leur fusion avec des gamètes femelles. Dans bon nombre de documents, le terme <<fécondation>> a un sens plus général et comprend la germination du pollen et la croissance du tube pollinique de même que le développement de l'ovule avant la fécondation. Le développement du gamétophyte mâle chez les conifères diffère de façon assez subtile de celui chez les angiospermes tandis que le développement du gamétophyte femelle et la fécondation sont des phénomènes très différents dans les deux groupes. Ces différences sont importantes pour comprendre le développement de la graine. La terminologie utilisée pour les conifères et celle utilisée pour les angiospermes sont quelque peu différentes. Les termes botaniques justes sont utilisés dans les deux cas parce qu'ils montrent les différences d'origine, de développement et de fonction des structures. Les articles de Singh (1978), Foster et Gifford (1974) et Kozlowski (1971) sont des références utiles sur ces sujets. Aucune étude de ce sujet n'a été effectuée pour les essences forestières, mais un ouvrage récent initulé <<Mate Choice in Plants>> (Willson et Burley, 1983) traite de certains articles pertinents.

Développement du gamétophyte mâle après la pollinisation chez les conifères

Lieu de germination des grains de pollen

Les divers emplacements des grains de pollen au moment de la germination et les divers stades de développement du tube pollinique sont liés aux mécanismes de la pollinisation décrits dans le chapitre 5. Chez les membres de la famille des Pinacées qui produisent une goutte de pollinisation (Picea, Pinus), cette dernière est sécrétée par la pointe du nucelle. Le grain de pollen est entraîné dans l'ovule avec la goutte (fig. 5,15) et peut se déposer dans une dépression (chambre pollinique) située dans la pointe du nucelle. La chambre, du moins chez Picea, se forme par division cellulaire différentielle et par hypertrophie plutôt que par affaissement des cellules (Owens et Molder, 1979a; Singh et Owens, 1981a; Owens et Blake, 1984). Le développement de la chambre pollinique chez Pinus n'a pas été décrit (Sarvas, 1968) et la taille de celle-ci varie chez les différents conifères. L'hypothèse selon laquelle de grandes chambres polliniques augmentent la probabilité de dépôt des grains de pollen exogames, diminuant ainsi l'endogamie, a été émise par Willson et Burley (1983).

Lorsque le pollen se dépose, les cellules du nucelle s'affaissent et forment une dépression profonde. Le pollen s'enfonce dans la dépression et germe. Les grains de pollen qui sont restés près du micropyle ou dans le canal micropylaire ne germent pas ou ont une germination tardive. Chez Picea

et Pinus, les bras du tégument s'affaissent lorsque la goutte de pollinisation est résorbée. Chez Picea sitchensis (Owens et Blake, 1984), ce phénomène entraîne la formation d'un bouchon qui scelle le micropyle. Chez Pinus et Picea, un anneau de cellules à l'intérieur du micropyle se divisent et grossissent, resserrant et obstruant le canal micropylaire (Singh, 1978; Owens et al., 1981b; Owens et Blake, 1984). Lorsqu'un grain de pollen germe, il y a rupture de l'exine et un grand tube pollinique, formé par l'intine, émerge. Plusieurs grains de pollen peuvent germer sur chaque nucelle. Selon l'hypothèse formulée par Sarvas (1962, 1968), le pollen qui germe dans la dépression du nucelle a plus de chances d'assurer la fécondation que le pollen resté à l'extérieur de la dépression.

Chez les membres de la famille des Cupressacées, des Taxacées, des Taxodiacées et des Podocarpacées, qui produisent aussi une goutte de pollinisation (fig. 5,13), le pollen peut germer et s'allonger dans le canal micropylaire comme chez Chamaecyparis (Owens et al., 1980) ou après avoir atteint le nucelle comme chez Thuja (Owens et Molder, 1980b). Le développement qui s'effectue par la suite est semblable à celui qui est décrit ci-dessus.

Chez Abies et Cedrus, le pollen adhère à l'extrémité tégumentaire en forme d'entonnoir (fig. 5,16). L'entonnoir se replie sur lui-même et transporte le pollen dans le court canal micropylaire. Le nucelle s'allonge pour atteindre les grains de pollen et il se forme une chambre pollinique dans la pointe du nucelle où le pollen peut se déposer (Powell, 1970; Singh et Owens, 1981b, 1982). Chez Abies, le pollen reste dans la chambre pollinique plusieurs semaines sans germer (Owens et Molder, 1977d; Singh et Owens, 1981b, 1982). Puis la germination se produit et les tubes polliniques pénètrent dans le nucelle.

Dans le cas de Larix et de Pseudotsuga, le pollen est engouffré dans la pointe stigmatique (figures 5,17 et 5,18), il germe juste à l'intérieur du micropyle scellé, puis s'allonge en suivant le canal micropylaire. Il ne se forme pas de vrai tube pollinique avant que le grain de pollen qui s'est allongé atteigne le nucelle. Un étroit tube pollinique traverse alors le nucelle (Allen, 1946, 1963; Allen et Owens, 1972). La présence de liquide a été signalée à tort dans le canal micropylaire de Larix (Barner et Christiansen, 1960; Villar et al., 1984) et de Pseudotsuga (Christiansen, 1969). Ce liquide n'apparaît pas lorsque la dissection du micropyle est soignée (Allen et Owens, 1972).

Il existe deux modes de germination chez Tusga. Chez T. mertensiana, le pollen adhère aux rabats tégumentaires, germe, puis forme un long tube pollinique qui traverse le micropyle (Owens et Blake, 1983) et suit le canal micropylaire. Le nucelle pousse un prolongement dans le canal micropylaire et vient au contact du tube pollinique qui le pénètre alors (Owens et Molder, 1975c). Chez T. heterophylla, le grain de pollen à épines adhère aux poils cuticulaires de la surface dorale de la bractée. Les écailles ovulifères recouvrent les bractées et après plusieurs semaines les grains de pollen germent et forment de très longs tubes polliniques qui croissent à la surface de la bractée, à travers le micropyle et dans le nucelle d'un ovule sur une écaille ovulifère adjacente (Colangeli et Owens, 1984). Aucun attractant nucellaire n'a été identifié jusqu'à maintenant. Seules les Araucariacées et Saxegothaea de la famille des Podocarpacées (Doyle, 1945) sont dotées d'un

mécanisme de pollinisation et de longs tubes polliniques semblables à ceux de T. heterophylla (Singh, 1978).

Développement du tube pollinique

Le développement du tube pollinique in vivo et sa pénétration dans le nucelle ont été tres peu étudiés chez les conifères. Le développement in vitro a été étudié (chap. 5) et l'on peut supposer que les modifications ultrastructurales et physiologiques sont semblables dans les deux cas (Singh, 1978). On connaît trois types de germination des grains de pollen: 1) l'exine se rompt irrégulièrement et est rejetée chez les Cupressacées, les Taxacées et certaines Pinacées au pollen non ailé; 2) l'intine gonfle et forme une protrusion en forme de bulle à travers une papille de l'exine chez les Taxodiacées, et 3) l'exine se fend le long d'un sillon germinal prédéterminé situé entre les ballonnets sur les grains de pollen ailés (Singh, 1978).

Le tube pollinique se développe à partir de l'intine. Dans le cas des grains de pollen de Juniperus en germination, il existe une couche d'intine externe dont l'ultrastructure comprend trois couches. Pendant la germination une nouvelle couche, l'intine interne, se forme à côté de la membrane plasmatique par dépôts de polysaccharides. L'intine externe finit par tomber et l'intine interne forme le tube pollinique (Duhoux, 1972a, b). Chez Pinus, le tube pollinique est issu d'une couche interne pecti-cellulosique de l'intine (Martens et Waterkeyn, 1962). Le noyau du tube reste à distance constante de l'extrémité du tube pollinique et joue un rôle important dans la croissance du tube pollinique (Tanaka, 1956). Des chercheurs ont administré des nucléosides marqués aux grains de pollen de pin en germination et ont montré que le noyau du tube incorporait rapidement la substance marquée, ce qui est le signe d'une synthèse ou d'un renouvellement rapide de DNA qui sert aux matrices de RNA peut-être d'une synthèse d'enzymes (Stanley et Young, 1962; Young et Stanley, 1963). Nygaard (1973) a conclu toutefois que la synthèse de RNA était limitée pendant la croissance du tube pollinique. Des régulateurs de croissance ont été isolés dans le pollen (chap. 5). Ces substances peuvent modifier la croissance du tube pollinique et le développement des ovules (Sweet, 1973). Aucune étude comparable n'a été effectuée sur l'existence possible de régulateurs de croissance provenant du nucelle.

Le tube pollinique se développe entre les cellules nucellaires et s'accompagne d'un certain dérangement de celles-ci (Camefort, 1978). Willemse et Linskens (1969) ont montré que des grains de pollen de pin germés et non germés sécrétaient de la pectinase et de la cellulase qui peuvent dissoudre, respectivement, la couche adhésive située entre les cellules et les parois cellulaires. La vitesse de germination du pollen et celle de la croissance du tube pollinique sont variables chez les différents taxons. La germination et la croissance du tube pollinique peuvent être complétées en deux semaines chez Picea engelmannii (Singh et Owens, 1981a), en plusieurs semaines sans interruption de la croissance chez P. sitchensis (Owens et Molder, 1980a), en plusieurs semaines avec une brève interruption chez Abies amabilis (Owens et Molder, 1977d) ou en plusieurs mois avec une phase de dormance hivernale chez Pinus (Singh, 1978). On voit mal à quoi servent ces retards de germination du pollen ou du développement du tube pollinique. Il pourrait s'agir simplement de permettre une pollinisation hâtive, la synchronisation du développement du tube pollinique et du gamétophyte femelle s'effectuant plus tard. Willson et

Burley (1983) soutiennent qu'une fécondation retardée peut être une tactique du système reproducteur femelle pour augmenter la quantité de grains de pollen disponibles, ce qui active la compétition et peut hausser éventuellement la qualité du gamète mâle fertilisant. Il n'existe pas de retard de germination chez la plupart des conifères parce que, même si les mécanismes de pollinisation permettent une récolte du pollen étalée dans le temps (chap. 5), les grains de pollen pénètrent d'un seul coup dans l'ovule.

Les différentes positions des archégones peuvent modifier la méthode de pénétration du tube pollinique. Chez les Pinacées et chez de nombreuses Cupressacées (Singh, 1978), le tube non ramifié traverse directement le nucelle pour atteindre les archégones. Chez Sequoia, dont les archégones sont latéraux (Buchholz, 1939a, b; Looby et Doyle, 1942), les tubes se faufilent entre le nucelle et le gamétophyte femelle. Chez certaines espèces de Podocarpus, le tube se ramifie lorsqu'il atteint le gamétophyte femelle (Konar et Oberoi, 1969a, b). Ces variations montrent divers aspects du matériel disponible pour étudier les interactions entre le tube pollinique et le gamétophyte femelle.

Interactions possibles entre le pollen et l'ovule

Chez Larix leptolepis, les poils stigmatiques ont été comparés aux stigmates de type sec des angiospermes (Heslop-Harrison et Shivanna, 1977). Les chercheurs ont observé une activité estérasique à la surface des papilles stigmatiques qui peut avoir une fonction au niveau de la germination du pollen (Villar et al., 1984).

Il peut exister des barrières de reconnaissance entre les grains de pollen ou les tubes polliniques et le tissu nucellaire ou les tissus du gamétophyte femelle. Ces systèmes ont fait l'objet d'études exhaustives chez les angiospermes. Pettitt (1977a, b, 1979, 1982) a décelé des protéines et des glycoprotéines dans la paroi des grains de pollen, dans la paroi du tube pollinique (intine) et dans la paroi des mégaspores du gymnosperme primitif Cycas et il a montré l'existence de réactions de précipitation interspécifiques et entre ces tissus et les divers composants des tissus de l'ovule. Bien qu'aucune étude n'ait été effectuée sur les conifères, il semble d'après les résultats obtenus chez Cycas (dont le cycle de reproduction est semblable) que les protéines seraient des éléments importants de l'incompatibilité prézygotique pendant les stades de germination des grains de pollen, et de croissance du tube à travers le nucelle, la paroi de la mégaspore et les cellules du col. Chez les angiospermes, plusieurs expériences ont montré qu'après la fixation des grains de pollen au stigmate, des protéines de l'intine sont libérées de la paroi du grain de pollen à mesure que le grain s'hydrate et continuent d'être sécrétées à l'extrémité du tube pollinique (Pettitt, 1982). Chez les angiospermes, les protéines situées à l'extrémité du tube pollinique, qui touche à la surface réceptive femelle pendant la croissance, interviennent peut-être dans la reconnaissance des grains de pollen et du stigmate (Heslop-Harrison, 1976, 1978).

Chez la plupart des conifères, l'extrémité du nucelle est comparable au stigmate - le site de germination des grains de pollen et (ou) de pénétration du tube. Le tissu nucellaire interne à travers lequel les tubes s'insinuent est comparable au tissu du style. Plusieurs grains de pollen atteignent généralement l'extrémité du nucelle, mais ce ne sont pas tous les grains qui

germent même si au microscope, ils semblent vivants. Leur germination peut être inhibée par des interactions entre le pollen et le nucelle. De plus, certains tubes ont une croissance plus lente que d'autres. Ils sont considérés comme étant moins vigoureux, mais cette croissance lente peut résulter d'une interaction entre les protéines du pollen et le tissu nucellaire. L'ultrastructure et les protéines de la paroi du tube pollinique des conifères restent largement inconnues, mais nous savons qu'elles sont d'origine gamétophytique chez Juniperus (Duhoux, 1972a, b). De quatre à six substances sérologiquement actives ont été trouvées dans les grains de pollen de pin (Hagman, 1975). On ne connaît rien des protéines dans les parois cellulaires du nucelle ou de la mégaspore que le tube pollinique doit pénétrer. Quelques études immunochimiques préliminaires ont été entreprises sur le pollen de Larix leptolepis (Villar et al., 1984) et de Picea abies (J.M. Pettitt, communication personnelle).

Les quelques études immunochimiques des conifères et l'abondance de documents portant sur les angiospermes montrent que cette technique peut constituer une avenue utile de recherche chez les conifères. Les propriétés immunochimiques du tissu du gamétophyte femelle de Pinus strobus ont été étudiées dans les graines provenant de six arbres (Eckert et Eckert, 1984). Chaque arbre a été identifié de façon propre. Cette technique est très sensible. La coloration immunofluorescente observée au microscope optique révèle la présence de protéines spécifiques dans la paroi du tube pollinique de Cycas (Pettitt, 1982). Il est possible que les protéines du tube pollinique diffèrent de celles du nucelle et du gamétophyte femelle. L'incompatibilité interspécifique chez Pinus (Hagman, 1975) et Picea (Mikkola, 1969) existe lorsque la croissance du tube pollinique dans le nucelle cesse prématurément. L'activité chimique des enzymes libérées par le tube pollinique peut être très spécifique à des substances lamellaires intermédiaires complexes d'une espèce ou d'un sous-genre donnés (Hagman, 1975). Ces barrières possibles à la fécondation ne sont pas étudiées chez les conifères. De fait, il est généralement admis que, contrairement aux angiospermes, même si cela n'est pas prouvé, les gymnospermes ont des capacités limitées de sélection prézygotique du partenaire (Willson et Burley, 1983).

Développement du gamétophyte mâle après la pollinisation chez les feuillus

Chez les angiospermes, le grain de pollen germe à la surface du stigmate. Au chapitre 5, on a brièvement indiqué les divers types de surface de stigmate. Les variations relevées chez 1000 espèces, chez 900 genres environ et chez 250 familles sont décrites et réparties en plusieurs catégories (humide ou sec, papilleux ou non papilleux) par Heslop-Harrison (1977). Le type de stigmate est remarquablement uniforme au niveau du genre et même au niveau de la famille dans certains cas. La plupart des feuillus que l'on trouve dans les forêts possèdent des stigmates secs papilleux ou non papilleux. À quelques exceptions près (par exemple, Populus), les grains de pollen des feuillus possèdent un ou plusieurs pores germinaux laissant émerger un seul tube pollinique chacun.

La germination des grains de pollen sur le stigmate comporte souvent des interactions complexes entre le revêtement (film) protéinacé à la surface du stigmate, la paroi du grain de pollen et les substances qui peuvent être libérées par les deux. Le grain de pollen absorbe rapidement l'eau du

stigmate, gonfle et libère les substances de sa paroi. Les protéines et les glycoprotéines produites par le tapetum pendant le développement des grains de pollen peuvent fixer les grains de pollen à la surface stigmatique. Les enzymes et les précurseurs enzymatiques provenant de l'intine sont alors libérés pour décomposer le cuticule des papilles stigmatiques et permettre la pénétration du tube pollinique (Heslop-Harrison, 1975). Ces événements se succèdent rapidement par rapport aux conifères, parfois en quelques minutes (Heslop-Harrison et Heslop-Harrison, 1982), parfois en quelques heures (Cresti et al., 1977) selon l'espèce. L'association étroite entre l'exine du grain de pollen et le stigmate, et l'intine du tube pollinique et le style, permet à de nombreux systèmes d'incompatibilité de nature sporophytique et gamétophytique de fonctionner (Heslop-Harrison et al., 1975; Heslop-Harrison et Shivanna, 1977). En général, les angiospermes ont des capacités de détection et de sélection prézygotique plus perfectionnées que celles qui existent présumément chez les gymnospermes (Willson et Burley, 1983).

Il existe en général une continuité entre le tissu stigmatique glandulaire, le tissu conducteur du style et les régions placentaires de l'ovaire. Ces tissus sont appelés stigmatoïdes par Esau (1965) à cause de leur ressemblance cytologique et physiologique avec le stigmate. Trois types de styles ont été identifiés (Vasil et Johri, 1964). 1) Le style peut être ouvert ou creux, et le tissu conducteur est représenté par un épiderme glandulaire tapissant le canal stylaire. Les tubes polliniques suivent cet épiderme nourricier qui oriente peut-être la croissance par chimiotropisme. 2) Chez la plupart des feuillus, le style est plus ou moins plein et le centre est composé de bandes de tissu conducteur à travers duquel les tubes polliniques doivent se frayer un passage entre les cellules pour atteindre l'ovule. A cette fin, il faut qu'il y ait sécrétion d'enzymes par les tubes pour digérer la pectine afin de séparer les parois cellulaires. 3) Le style est à demi fermé, ce qui est rare. Les styles doivent être très longs et nécessiter de très long tubes polliniques (Foster et Gifford, 1974).

Le tube pollinique forme un callose polysaccharidique complexe dans les lamelles les plus profondes de l'intine et ce callose est déposé sous forme de bouchons (Cresti et al., 1977). La fonction des bouchons est mal connue, mais on croit qu'ils ont pour but de séparer le cytoplasme actif à l'extrémité du tube pollinique de la vieille portion du tube pollinique (Stanley, 1971). La paroi à l'extrémité du tube pollinique est dépourvue de callose et est composée de pectine. Le mécanisme d'allongement de l'extrémité du tube pollinique peut comprendre des modifications de la teneur en ion calcium, mais le processus n'est pas très bien compris (Picton et Steer, 1982). Le tube pollinique est composé strictement de tissu gamétophytique et c'est à l'intérieur du tissu conducteur du style qu'existent les incompatibilités gamétophytiques. Les tubes sont séparés de telle sorte qu'il n'existe pas d'interaction entre eux. Le rejet s'effectue donc au niveau de chaque tube. Il n'existe pas de réaction générale de rejet du style.

Dans un système aussi complexe, le développement normal peut être ralenti ou interrrompu à de nombreuses étapes. Chez Populus, la paroi des grains de pollen libère des enzymes qui participent à l'émergence et à la nutrition des tubes polliniques de même qu'à la pénétration dans le stigmate. D'autres protéines libérées sont considérées comme des substances de reconnaissance. Elles sont à la base de la technique de reconnaissance ou de pollinisation (Stettler, 1968), qui utilise des grains de pollen compatibles morts, mélangés

à des grains de pollen frais incompatibles (mentor pollen). Les grains de pollen morts fournissent les substances de reconnaissance essentielles à la pénétration du stigmate et à la croissance des tubes polliniques incompatibles (Knox et al., 1972b). Le type de stigmate et le type de pollen ont été liés également au système d'incompatibilité (Heslop-Harrison et Shivanna, 1977). Bien que très peu de travaux aient été effectués sur les feuillus des forêts, il est probable que des systèmes semblables à ceux qui ont déjà été observés chez les végétaux herbacés fonctionnent dans le cas des feuillus.

Incompatibilité chez les essences forestières

L'expression <<incompatibilité>> est souvent mal employée. D'après les définitions de Hagman (1975), l'incompatibilité est le cas où les gamétophytes fonctionnels mâles et femelles ne peuvent pas s'unir parce qu'il y a blocage de la fécondation à un point quelconque. L'incompatabilité peut donc être de nature intraspécifique ou interspécifique. Ce phénomène comprend des aptitudes de détection et de sélection prézygotiques qui sont très bien développées chez les angiospermes (Willson et Burley, 1983). La non-viabilité est le cas où le développement du nouvel organisme est interrompu à un stade quelconque après la division du zygote. Cette détection et cette sélection postzygotiques sont bien développées chez les gymnospermes (Willson et Burley, 1983).

Aucun cas d'auto-incompatibilité n'a été signalé chez les conifères, mais on pense plutôt que la croissance du tube pollinique et la fécondation s'effectuent normalement, mais que les embryons avortent tôt. Ce phénomène a été observé chez Pinus (Hagman et Mikkola, 1963; Forshell, 1974), Pseudotsuga (Orr-Ewing, 1957, 1965), et Picea (Andersson, 1965; Mergen et al., 1965). Bon nombre d'autres études montrent de faibles taux de germination des graines à partir d'une auto-pollinisation, mais les auteurs n'ont observé que les graines à maturité plutôt que de voir à quel stade le développement a été interrompu. On s'entend pour dire que la mauvaise germination des graines obtenues par auto-pollinisation est causée par l'avortement des embryons (Hagman, 1975).

L'incompatibilité interspécifique est courante chez les conifères et résulte de l'inhibition de la germination des grains de pollen ou de la croissance du tube pollinique (McWilliam, 1959a; Li, 1964; Mikkola, 1969; Hagman, 1975; Nakai et al., 1976; Kormutak, 1984). Ce problème a été étudié à fond chez Pinus où il est fréquent dans le sous-genre diploxylon, mais rare ou absent dans le sous-genre haploxylon. Ici encore, peu d'études ont porté sur le développement. Les auteurs se sont plutôt appuyés sur une preuve indirecte d'abscission des cônes attribuable à l'incapacité du pollen à induire le développement des ovules (Hagman, 1975). Dans les croisements interspécifiques de Pinus, Kormutak (1984) a constaté que si la germination des grains de pollen sur le nucelle était inhibée, les cônelets avortaient au cours de la première saison de croissance; toutefois, si les grains de pollen germaient et que le tube pollinique pénétrait les premières couches du nucelle, mais qu'il n'y avait pas fécondation, l'ovule avortait pendant la deuxième saison, produisant une graine vide. Il n'existe pas d'études sur le développement d'autres conifères pour déterminer le stade auquel se manifeste l'incompatibilité interspécifique.

L'incompatibilité intraspécifique, si elle existe chez les conifères, est moins importante que chez les angiospermes. Beaucoup de généticiens forestiers ont produit des hybrides de conifères accablés d'une mauvaise germination des graines. On ignore toujours à quel stade du développement l'interruption a lieu, mais elle pourrait résulter de barrières de reconnaissance, comme le laissent indirectement entrevoir certains indices. Différents sucres ont un effet sur la germination des grains de pollen et la croissance du tube pollinique chez les pins qui est propre à l'espèce (Chira et Berta, 1965), et l'irradiation des grains de pollen a modifié la composition des sucres et permis l'hybridation de P. nigra et de P. sylvestris (Vidakovic et Jurkovic-Bevilacqua, 1971). Par ailleurs, une forte disparité entre les grains de pollen et le nucelle pourrait stimuler la synthèse par le nucelle de substances phytotoxiques, comme des phénols, qui peuvent inhiber les enzymes pectiques (Hagman, 1975).

L'incompatibilité chez les espèces de feuillus (Hagman, 1975), au contraire des angiospermes herbacées, a été rarement étudiée. Il est raisonnable de supposer que les feuillus des forêts auraient des profils semblables à ceux des autres angiospermes. L'étude de ces derniers dépasse la portée du présent document, mais il existe plusieurs articles et études récentes sur ce sujet (Hagman, 1975; Heslop-Harrison, 1975; Heslop-Harrison et al., 1975; Heslop-Harrison et Shivanna, 1977; Nettancourt, 1977; Kormutak, 1984).

L'auto-incompatibilité chez les feuillus existe au niveau du style et elle se manifeste par un retard de la croissance du tube pollinique. Ce phénomène a été décrit dans le cas d'Alnus (Hagman, 1970), de Betula (Hagman, 1971), et de Quercus (Pjatnitsky, 1947). On ne connaît pas les détails pour Fagus et Castanea, mais, à cause des similitudes avec Betula et Alnus, Hagman (1975) émet l'hypothèse que les premiers doivent avoir un système semblable. L'incompatibilité interspécifique a été étudiée chez Populus en vue d'obtenir des hybrides entre espèces incompatibles (Stettler et al., 1980). L'étude au microscope électronique à balayage des interactions entre les grains de pollen et le stigmate a permis de constater d'importantes variations, notamment de la taille des grains de pollen, de leur degré d'humidité et de la longueur des tubes polliniques. Certaines de ces variations influent beaucoup sur le succès des croisements. Ces observations infirment l'hypothèse de Knox et de ses collaborateurs (1972b) selon qui une protéine libérée par l'exine prépare le terrain pour la germination du pollen et la croissance du tube pollinique lors des croisements entre parents compatibles. Stettler et al. (1980) n'ont relevé aucune différence dans les premiers stades de développement sur le plan des effets réciproques du pollen et du stigmate, chez les sujets issus de croisements compatibles ou incompatibles. Ils ont tourné leur attention sur les stades post-germination. Par contre, chez Ulmus, l'incompatibilité interspécifique se manifeste au niveau de la surface stigmatique (Ager et Guries, 1982). Le traitement par des solvants des grains de pollen et des stigmates, l'utilisation de pollen tué et vivant (mentor pollen) et l'application d'extraits de pollen compatible ont été essayés en vue d'améliorer l'hybridation entre peupliers incompatibles (Stettler et Bawa, 1971; Whitecross et Willing, 1975; Willing et Pryor, 1976; Stettler et al., 1980).

Le rendement des graines chez les feuillus est souvent faible (Schopmeyer, 1974; Willson et Burley, 1983). Les études qui porteront sur les

interactions mal élucidées entre les grains de pollen et les stigmates et le tube pollinique et le style, chez les feuillus à valeur commerciale permettront peut-être d'expliquer le faible rendement des graines. Certains obstacles peuvent être surmontés par les manipulations qui ont été effectuées pour accroître les possibilités de croisement chez les feuillus.

Développement du gamétophyte femelle chez les conifères

Chaque ovule renferme une cellule-mère de mégaspore pendant la période de dormance hivernale. La méiose survient en général au moment de la pollinisation. Le gamétophyte femelle se développe au cours du mois ou des deux mois qui suivent, sauf chez certains genres (par exemple Pinus) où le développement s'échelonne sur plus d'un an. La méiose produit quatre mégaspores; trois dégénèrent et la mégaspore fonctionnelle subit pendant plusieurs semaines une division nucléaire libre au cours de laquelle il se forme plusieurs centaines de noyaux libres. Des parois cellulaires se développent entre tous les noyaux pour former un gamétophyte femelle pluricellulaire. En général, plusieurs cellules situées au pôle micropylaire du gamétophyte femelle fonctionnent comme des cellules initiales d'archégones. Chaque initiale grossit et se divise inégalement, produisant une petite cellule primaire du col et une grosse cellule centrale. La première se divise pour donner un ou plusieurs étages de cellules du col. La cellule centrale grossit et se divise inégalement pour donner une petite cellule du canal du ventre et une grosse oosphère (fig. 6,1). L'oosphère se remplit de petites et de grosses inclusions contenant des protéines et des lipides emmagasinés (Singh, 1978). Les cellules du gamétophyte femelle (cellules prothalliennes) souvent appelées à tort <<endosperme>> se remplissent également de substances emmagasinées. Toutefois, l'endosperme a une origine et un profil génétique différents et sa fonction diffère souvent de celle du gamétophyte femelle.

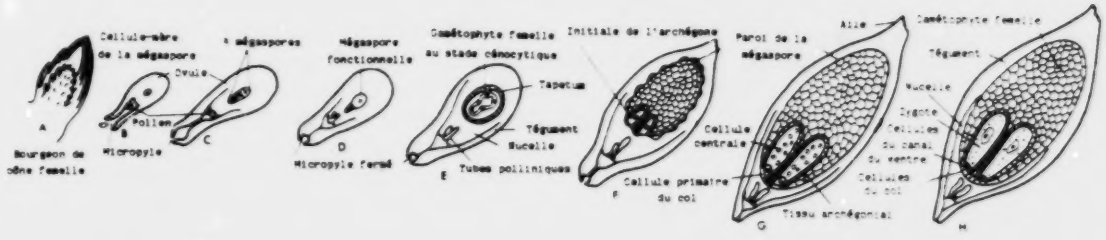


Figure 6,1. Développement de l'ovule et du gamétophyte chez les Pinacées. A. Bourgeon dormant du cône femelle. B à H. Développement de l'ovule. B à E. Développement avant la dormance. F à H. Développement après la dormance (extrait d'Owens et Molder, 1984b).

L'oosphère est entourée de tissu archégonial. Ce dernier, les cellules du col, la cellule du canal et l'ovule constituent un archégone (fig. 6,1). Le nombre d'archégones varie selon l'espèce. Willson et Burley (1983) ont présenté une liste exhaustive des espèces et de variations du nombre d'archégones. Les variations observées au sein de l'espèce résultent souvent de différences de taille et de forme du gamétophyte femelle (Owens et Molder, 1984a). Singh (1978) a décrit certaines des variations observées au niveau du développement du gamétophyte femelle, et de nombreuses espèces sont décrites dans les références. La plupart des conifères sont pourvus de plusieurs archégones au pôle micropylaire, chacun étant séparé des autres par du tissu stérile. Chez les Pinacées, le nombre d'archégones varie de 1 à 10, le plus souvent entre 3 et 5 (Willson et Burley, 1983). Chez les Cupressacées et les Taxodiacées, plusieurs archégones ont un tégument commun, formant ainsi un complexe archégonal. Le nombre d'archégones par complexe archégonal peut être compris entre 5 et 100 (Singh, 1978; Willson et Burley, 1983). Chez Sequoia, on peut observer plusieurs complexes archégonaux sur la face latérale (Buchholz, 1939a, b; Looby et Doyle, 1942).

Les gamétophytes femelles peuvent avorter à différents stades de leur développement. L'avortment se produit généralement au moment de la méiose ou peu de temps après chez bon nombre de Pinacées et de Cupressacées (Owens et Molder, 1984a à d). Le développement de l'ovule cesse et il en résulte la production d'une petite <<graine>> aplatie et vide. Les causes en sont incertaines, mais des auteurs ont formulé l'hypothèse d'une basse température au moment de la pollinisation (Owens et Molder, 1980b). Chez la plupart des conifères, la présence des grains de pollen n'est pas essentielle pour que le développement du gamétophyte se poursuive, alors que chez Pinus ils doivent être dans le nucelle pour que les ovules puissent se développer (McWilliam, 1959a; Sarvas, 1962; Sweet, 1973; Plym Forshell, 1974; Owens et al., 1981b). Chez Picea, la présence de grains de pollen peut également être essentielle au développement de l'ovule (Mikkola, 1969; Kossuth et Fechner, 1973; Fechner, 1979; Owens et Blake, 1984). Des chercheurs ont d'abord suggéré que l'auxine des grains de pollen activait la production d'auxine par l'ovule, ce qui attirait des métabolites en abondance et réduisait ainsi les risques d'avortement de l'ovule (Sweet et Lewis, 1969). Il a été montré par la suite que la pollinisation ne stimulait pas l'absorption de ^{14}C par l'ovule et qu'une application exogène d'auxine n'avait aucun effet net (Sweet, 1973). Selon Sweet (1973), le tube pollinique peut libérer des substances sérologiques qui stimulent le développement de l'ovule. La plupart des études portant sur le développement mettent l'accent sur la formation normale et ne recherchent pas la fréquence des cas d'avortement de l'ovule ou le moment auquel il se produit; donc, cela peut être plus important pour la production des graines que la recherche ne l'indique.

Développement du gamétophyte femelle chez les feuillus

L'ovaire peut être formé de plusieurs carpelles, chacun pouvant contenir plusieurs ovules. Chaque ovule contient une cellule-mère de mégaspore qui subit une méiose pour former quatre mégaspores (fig. 6,2). À partir de ce stade, le développement du gamétophyte femelle (sac embryonnaire) prend diverses formes. Elles se manifestent au niveau: 1) du nombre de mégaspores ou de noyaux de mégaspores en présence, 2) du nombre de divisions des noyaux; 3) de l'existence de fusions nucléaires et 4) du nombre et de la disposition des cellules et des noyaux libres présents, ainsi que du nombre chromosomique

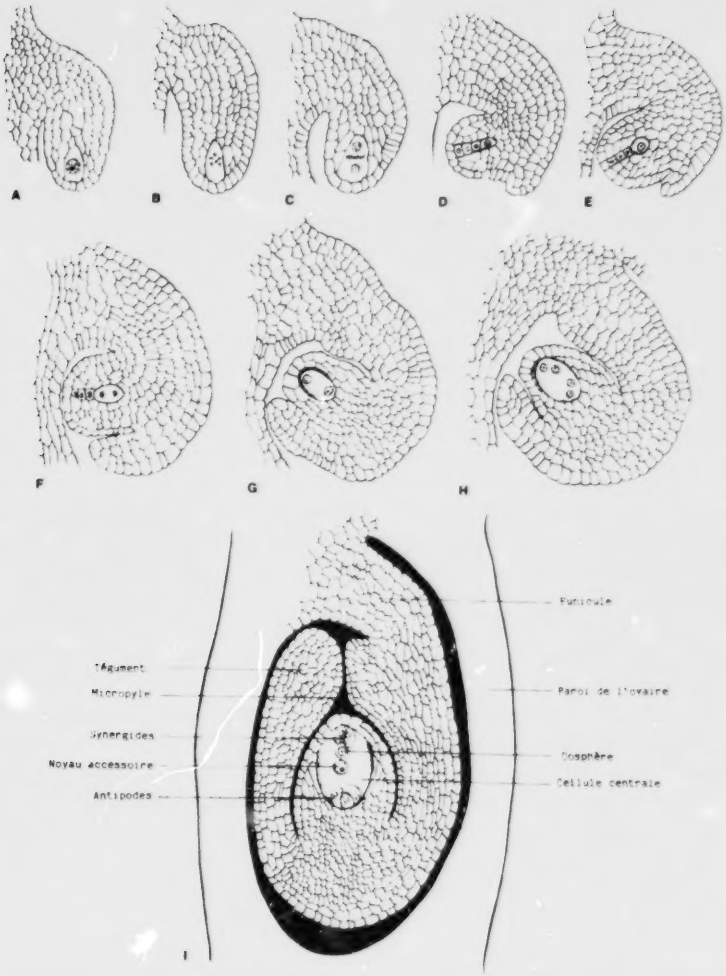


Figure 6,2. Développement de l'ovule et du sac embryonnaire du type Polygonum. A. Ovule contenant une cellule-mère de mégaspore. B, C. Cellule-mère de la mégaspore en méiose. D. Quatre mégaspores. E, F. Trois mégaspores en dégénérescence et mégaspore fonctionnelle (au centre). G, H. Stades à deux et quatre noyaux libres. I. Sac embryonnaire mûr (extrait de Foster et Gifford, 1974).

(Foster et Gifford, 1974). Des études de classification reconnaissent l'existence d'au moins 11 catégories de développement du sac embryonnaire (Johri, 1963; Foster et Gifford, 1974). Davis (1966) indique le type de développement du gamétophyte femelle relevé chez de nombreuses familles d'angiospermes.

Le développement du sac embryonnaire des feuillus appartient à la catégorie de type monosporé à sept cellules (Polygonum) (fig. 6,2) (Davis, 1966). Il s'agit du type le plus courant chez les angiospermes. Après la méiose, trois des quatre mégaspores dégénèrent. La mégaspore fonctionnelle se divise pour former une structure binucléée ayant un noyau à chaque pôle du sac embryonnaire. Chacun des noyaux se divise. Ces noyaux filles se divisent ensuite pour former un sac embryonnaire à huit noyaux, quatre à chacun des

pôles. Trois des noyaux situés au pôle micropylaire se différencient: l'un devient l'oosphère, deux forment les synergides ou le complexe gamétique du sac embryonnaire. À l'autre extrémité, trois des quatre noyaux se différencient sous forme de cellules des antipodes. Les deux noyaux qui restent (noyaux polaires) migrent des pôles opposés et forment la cellule centrale binucléée. Les noyaux polaires peuvent rester séparés ou fusionner avant la fécondation pour donner le noyau secondaire diploïde (fig. 6,2) (Johri, 1963; Foster et Gifford, 1974). L'existence de sacs embryonnaires multiples est rare, mais Alnus rugosa est une exception. Ce genre forme, par apomixie, un à quatre sacs embryonnaires par ovule (Davis, 1966). Les carpelles pluriovulaires sont chose courante; ils sont l'équivalent des archégones multiples chez les conifères (Willson et Burley, 1983); cependant, quelques ovules avortent pendant leur développement. Il se produit des avortements hâtifs chez Quercus (quatre ovules sur cinq avortent) (Mogensen, 1975) et chez Betula (trois ovules sur quatre avortent) (Clausen, 1973a). On ne connaît pas la cause ou le rôle de l'avortement de l'ovule. Ce phénomène se produit quelle que soit la quantité reçue de grains de pollen ou le bilan nutritif. L'avortement hâtif des ovules peut aussi se produire chez d'autres feuillus et agir sur le taux de germination des graines, mais ce phénomène n'a pas été étudié.

La phénologie du développement de l'ovule est inconnue chez la plupart des feuillus des forêts; par conséquent, le stade de développement du gamétophyte femelle ne peut pas être lié à des conditions climatiques ou au moment de la pollinisation. Étant donné que le temps écoulé entre la pollinisation et la fécondation est court chez la plupart des angiospermes, on peut sans doute affirmer que le développement du gamétophyte femelle est en général assez avancé au moment de la pollinisation (Conrad, 1900; Nagaraj, 1952; Hjelmqvist, 1953; Germain et al., 1973; Mogensen, 1975).

Fécondation

Les analyses de la fécondation peuvent porter sur tous les stades, depuis la structure des grains de pollen jusqu'à la fusion des gamètes (syngamie) (Linskens, 1964, 1974) ou encore, de la libération des gamètes mâles à la fusion avec les gamètes femelles seulement (Singh, 1978). Cela représente la transition entre le stade haploïde et le stade diploïde (Linskens, 1974). Ici, la fécondation comprend la formation des gamètes mâles, leur libération et leur fusion avec des gamètes femelles.

La fécondation est une étape essentielle de la production des graines chez toutes les espèces de feuillus et de conifères d'importance commerciale. L'expression <<parthénocarpie>> est souvent mal employée dans les documents de foresterie et ne devrait désigner que la formation d'un fruit sans fécondation des ovules. L'expression <<parthénogénèse>> ne devrait définir que la formation d'un embryon sans qu'il y ait fécondation (Nitsch, 1963). Dans la présente étude, nous nous en tiendrons à ces sens. D'autres auteurs ont utilisé le terme pathénocarpie pour désigner le fruit formé sans qu'il y ait eu pollinisation, sans graines ou avec des graines vides (voir Nitsch, 1963).

Conifères

Il semble que chez les conifères la fécondation ne soit pas un stade où il existe des obstacles évidents. Si les tubes polliniques atteignent l'archégone, il y a en général fécondation. Toutefois, cette généralisation est

fondée sur des études descriptives qui ne permettent pas de déceler des obstacles de nature chimique ou ultrastructurale. La séquence normale aboutit à la formation de deux gamètes mâles par division de la cellule génératrice, en général pendant les derniers stades de croissance du tube pollinique. Les gamètes mâles peuvent être: deux cellules de même taille chez les Cupressacées, les Taxodiacées et les Araucariacées; deux cellules de taille différente chez certaines Taxacées et Podocarpacées, ou deux noyaux de même taille enfermés dans le cytoplasme de la cellule génératrice, comme chez les Pinacées et les Céphalotaxacées (Singh, 1978).

Les tubes polliniques pénètrent en général la paroi de la mégaspore où il y a souvent un amincissement au niveau de l'archégone. Nous ne possédons aucune donnée relative à ce processus, mais il doit y avoir dissolution de la paroi de la mégaspore et (ou) de la paroi du tube pollinique. La paroi de la mégaspore est composée d'une couche extérieure subérisée (exospore) et d'une couche interne double de cellulose et de pectine (endospore), comparable à l'exine et à l'intine du grain de pollen, respectivement. La signification de cette paroi a été mise en doute (Singh et Johri, 1972). Les constituants physiques ou chimiques de la paroi peuvent être une barrière sporophytique (exine) ou gamétophytique (intine) importante à la fécondation et méritent une étude plus approfondie.

Chez la plupart des conifères, les cellules du col dégénèrent et le tube pollinique pénètre la cellule du canal du ventre et libère les deux gamètes mâles à l'intérieur d'un archégone (Singh, 1978). Certaines études montrent des tubes polliniques séparant des cellules du col intactes puis leur pénétration dans la cellule du canal du ventre (Owens et Molder, 1977c). Chez les conifères ayant des complexes archégoniaux, plusieurs tubes polliniques peuvent atteindre chacun des complexes. Chez Thuja plicata, deux cellules mâles se forment juste-au-dessus des cellules intactes du col. Puis celles-ci dégénèrent et les cellules mâles pénètrent dans l'oosphère (Owens et Molder, 1980b). Chez les conifères pourvus de complexes archégoniaux, les deux cellules mâles d'un tube pollinique peuvent féconder différentes oosphères. Il existe aussi d'autres variations (Singh, 1978).

Une vacuole réceptrice se forme à l'endroit où le tube pollinique pénètre dans le cytoplasme de l'oosphère. En plus des gamètes mâles, d'autres cellules et d'autres noyaux du tube pollinique peuvent pénétrer dans l'oosphère. Ces cellules et ces noyaux surnuméraires dégénèrent en général (Allen et Owens, 1972). Un des gamètes mâles migre au centre de l'oosphère, l'autre reste près de la vacuole réceptrice et n'est pas fonctionnel (fig. 7,1). Il ne se produit pas de double fécondation. Chez certaines gymnospermes, le gamète mâle non fonctionnel peut fusionner avec la cellule du canal du ventre, puis se diviser irrégulièrement, mais peu de cellules sont produites (Singh, 1978).

La contribution cytoplasmique des gamètes à la formation du zygote présente une certaine importance pour la production des graines et en particulier au niveau génétique. Des études des ultrastructures montrent que la zone périnucléaire du noyau de l'oosphère contient de nombreuses mitochondries. La fusion du gamète mâle avec l'oosphère s'accompagne de la formation d'un néocytoplasme dense (Camefort, 1969) autour du noyau du zygote et des premières cellules du proembryon. Les premiers rapports indiquaient que chez Pinus, le cytoplasme mâle ne pénètre pas l'oosphère (Camefort, 1969), mais il

a été montré par Willemse (1974) que des plastides pénétraient effectivement avec le gamète mâle. Chez le genre Larix, le gamète mâle entraîne dans l'oosphère une petite quantité de cytoplasme avec les plastides et les mitochondries (Camefort, 1968; Chesnoy et Thomas, 1971). Il semble que tout plastide femelle dans l'oosphère de Pinus et de Larix dégénère. Les mitochondries proviennent donc du parent mâle et du parent femelle, mais les plastides ne sont fournis que par le parent mâle. Il semble que la même situation existe chez Pseudotsuga (Thomas et Chesnoy, 1969). Chez Biota, un représentant des Cupressacées, le gamète mâle fournit à l'oosphère une grande quantité de cytoplasme, de mitochondries, de plastides et de RNA cytoplasmique. Toutefois, le néocytoplasme contient peu de mitochondries d'origine maternelle et aucun plastide d'origine maternelle (Chesnoy, 1969). La contribution du parent mâle est semblable chez Chamaecyparis (Chesnoy, 1973). La transmission paternelle de plastides a été prouvée génétiquement chez le genre Cryptomeria de la famille des Taxodiacées (Ohba et al., 1971).

Feuillus

La fécondation chez les angiospermes est plus variable que chez les conifères et a fait l'objet de revus (Steffen, 1963; Kapil et Bhatnagar, 1975), de colloques (Linskens, 1964, 1974) et de diverses publications (Maheshwari, 1950). La méthode de pénétration du tube pollinique dans l'ovule, la fusion des cellules mâles et femelles et le développement de l'endosperme présentent des variations. Les processus sont semblables au sein de chaque famille de végétaux et chez la plupart des feuillus forestiers des régions tempérées boréales ayant une valeur commerciale, mais aucune étude ultrastructurale détaillée de la fécondation n'a été effectuée sur les feuillus.

Après avoir atteint l'ovaire, le tube pollinique peut emprunter différentes voies pour pénétrer dans l'ovule (Kapil et Bhatnagar, 1975). La forme la plus courante chez les espèces herbacées est appelée porogamie (Foster et Gifford, 1974). Dans ce cas, le tube pollinique est émis par le tissu conducteur et se rend dans l'espace loculaire autour des ovules, passe par le micropyle et traverse enfin le tissu nucellaire avant d'atteindre l'oosphère. Ce mode de fécondation n'a pas été observé chez les genres communs de feuillus même si bon nombre d'espèces n'ont pas encore été décrites. La chalazogamie est un autre mode de fécondation observé chez les Bétulacées, les Juglandacées et les Ulmacées (Davis, 1966). Dans ce cas, l'extrémité du tube pollinique pénètre par la chalaze de l'ovule (côté opposé au micropyle), puis rampe à la surface du sac embryonnaire jusqu'à l'oosphère. Dans les cas de porogamie et de chalazogamie, le tube pollinique pénètre finalement par le micropyle du sac embryonnaire (Foster et Gifford, 1974).

Il semble que la pénétration dans le complexe gamétique du sac embryonnaire soit variable (Kapil et Bhatnagar, 1975). Le tube pollinique peut passer entre une synergide et l'oosphère, entre une synergide et la paroi du sac embryonnaire ou traverser une synergide. Les deux gamètes mâles sont libérés dans une synergide. Par un mécanisme inconnu, un gamète pénètre dans l'ovule, l'autre dans la cellule centrale et la synergide dégénère (Steffen, 1963; Foster et Gifford, 1974).

Il se produit chez les angiospermes une double fécondation: un gamète mâle fusionne avec l'oosphère pour former le zygote, et le deuxième gamète fusionne avec un ou plus d'un noyau polaire pour former le noyau de

l'endosperme primaire. Le mode de déplacement des gamètes est inconnu (Steffen, 1963; Foster et Gifford, 1974; Kapil et Bhatnagar, 1975). Dans les familles qui comprennent la plupart des essences forestières des régions tempérées boréales, le noyau polaire fusionne pour former un noyau diploïde (2n) avant la fécondation (Davis, 1966). Une fusion subséquente avec le gamète mâle produit un noyau triploïde (3n) de l'endosperme primaire.

L'endosperme (albumen) est le tissu formé à partir du noyau primaire de l'endosperme pendant le développement de la graine. L'endosperme fournit les éléments nutritifs essentiels à la croissance de l'embryon et souvent de la jeune plantule. Il est donc analogue du point de vue fonctionnel au gamétophyte femelle haploïde des gymnospermes, mais il diffère par son origine et sa composition génétique. Dans son développement, l'endosperme présente des variations importantes (Foster et Gifford, 1974). Il peut être constitué entièrement d'une masse liquide de cytoplasme plurinucléé ou encore, la phase à noyaux libres peut être suivie par la formation centripète de parois cellulaires donnant naissance à un tissu cellulaire. Le dernier type d'endosperme semble exister chez la plupart des feuillus forestiers à l'exception de Fraxinus (Davis, 1966), chez qui l'endosperme est de type cellulaire dès le début; la formation de la paroi cellulaire suit la division du noyau de l'endosperme primaire. Chez les Fagacées, notamment Fagus et Quercus, l'endosperme devient cellulaire après une phase à noyaux libres, sauf à la chalaze où il reste une masse de cytoplasme plurinuléaire (Davis, 1966). La structure histologique et les types de réserves alimentaires dans l'endosperme varient énormément (Maheshwari, 1950). La fonction de l'endosperme et du gamétophyte femelle dans l'embryon et le développement de graines est traitée au chapitre 7.

Résumé et suggestions de recherche

Le développement du gamétophyte et la fécondation comprennent de nombreux stades complexes, chacun étant essentiel au développement des graines. Toutefois, chez la plupart des essences forestières l'effet d'un mauvais fonctionnement ou d'une anomalie du développement à un stade quelconque est imprévisible.

Chez les angiospermes, les stades avant la fécondation sont très importants pour la production des graines. Des barrières à la fécondation ont été identifiées chez de nombreuses espèces et elles ont fait l'objet d'études exhaustives chez les espèces herbacées. Des études semblables ont été entreprises chez quelques feuillus forestiers. Le recours à l'étude des ultrastructures et à des techniques immunochimiques a permis de clarifier les interactions entre les grains de pollen et le stigmate et les réactions d'incompatibilité chez les angiospermes, mais relativement peu d'études ont porté sur les feuillus. Les recherches sur les feuillus doivent être poursuivies.

Les chercheurs pensent en général que les conifères ne sont pas pourvus de mécanismes de reconnaissance avant la fécondation. Toutefois, d'après des études expérimentales des interactions entre les grains de pollen et le nucelle, cette généralisation semble être prématurée. Les connaissances relatives au développement et à la croissance du tube pollinique à travers le nucelle jusqu'à l'oosphère sont beaucoup moins étendues chez les conifères que chez les angiospermes et les recherches doivent se poursuivre dans ce domaine. Des réactions immunochimiques entre le tissu gamétophytique et le tissu

sporophytique ont été montrées chez des gymnospermes primitives à l'aide de techniques établies. Les recherches associant des techniques d'études des ultrastructures et des techniques immunochimiques appliquées aux conifères permettraient d'établir certaines causes de mauvaises récoltes de graines. Il faudrait aussi étudier la production d'attractifs éventuels du tube pollinique par le nucelle et le gamétophyte femelle.

La fréquence de l'avortement hâtif de l'ovule est importante chez la plupart des conifères, mais imprévisible chez bon nombre de feuillus. Il faudrait établir les facteurs environnementaux et physiologiques responsables de l'avortement hâtif de l'ovule.

La fécondation n'est pas bien comprise chez les conifères ou chez les feuillus ayant une valeur commerciale. Jusqu'à ce que ce phénomène soit mieux compris, nous ne saurons pas s'il y a des problèmes à résoudre en vue d'accroître le rendement de graines.

Il y a lieu de croire que le nombre de graines par cône ou par fruit varie avec chaque arbre parent quel que soit le rapport d'autopollinisation et d'autopollinisation croisée (Willson et Burley, 1983). C'est-à-dire que certains arbres sont de meilleurs organismes-mères que d'autres. Les raisons sont inconnues, mais elles peuvent être liées à la compétition entre les ressources ou à leur répartition dans l'arbre parent, à des incompatibilités ou à des problèmes de développement. Ces causes et d'autres causes potentielles doivent être étudiées pour chacune des essences forestières ayant une valeur commerciale.

CHAPITRE 7

DÉVELOPPEMENT DE L'EMBRYON ET DES GRAINES

Introduction

L'embryogenèse concerne le développement de l'embryon. Les premiers stades de développement de l'embryon chez les gymnospermes et les angiospermes sont qualifiés de proembryon. Ce stade se termine lorsqu'une file de cellules (en général 16) s'est formée. Une partie des cellules donnera naissance à l'embryon. L'embryon des gymnospermes se développe dans le gamétophyte femelle haploïde, et celui des angiospermes, dans l'endosperme dont la ploïdie est variable. À part quelques généralisations intéressant les gymnospermes et les angiospermes, les détails de l'embryogenèse des deux groupes diffèrent considérablement. Il existe également une variation considérable au sein de chaque groupe; l'embryogenèse des conifères et celle des feuillus seront donc traitées séparément. Bien que la formation de l'embryon soit un processus important et souvent délicat, peu d'études ont essayé d'identifier les aspects de l'embryogenèse responsables d'une mauvaise production de graines. La plupart des études d'embryogenèse sont de nature descriptive et morphologique. L'embryogenèse a été abordée de façon générale par Johansen (1950), Wardlaw (1955), et Foster et Gifford (1974). L'embryogenèse des gymnospermes a été analysée par Schnarf (1933), Chamberlain (1935), Roy Chowdhury (1962) et Singh (1978), celle des angiospermes, par Maheshwari (1950, 1963).

Embryogenèse des conifères

L'embryogenèse des conifères a été étudiée de deux façons: sur le plan descriptif expérimental et sur le plan théorique en botanique (Johansen, 1950), et en vue d'essais de germination en foresterie (Simak et Gustafsson, 1953a, b, 1954). Plusieurs revues ont été effectuées sur l'embryogenèse des conifères (Buchholz, 1926, 1929; Doyle, 1957; Roy Chowdhury, 1962; Konar et Oberoi, 1969a; Singh, 1978), mais peu d'études ont porté sur les détails embryologiques utiles pour l'analyse génétique et pour obtenir des graines de qualité (Sarvas, 1962; Dogra, 1967). L'approche de Dogra (1967) était unique; il s'est servi de l'embryogenèse pour établir la qualité des graines et déterminer la stérilité chez des populations reproductrices naturelles et contrôlées. Il a montré que la mortalité embryonnaire augmente le nombre de graines vides. Tous les conifères présentent des perturbations embryologiques qui peuvent survenir à n'importe quel moment du développement de l'embryon. Celles-ci peuvent être causées par des facteurs météorologiques ou bien génétiques, mais il est difficile de faire la distinction entre les deux. En général, la mortalité embryonnaire est plus élevée dans les premiers stades de développement de l'embryon que dans les derniers (Dogra, 1967).

La documentation sur l'embryogenèse des conifères est vaste: des espèces appartenant à toutes les familles et à la plupart des genres ont été décrites. (Roy Chowdhury, 1962). Les Pinacées ont été les mieux étudiées. La proembryogenèse chez les Pinacées a été revue dernièrement par Mehra et Dogra (1975) et ce stade ainsi que les derniers ont été étudiés par Dogra (1967) et Singh (1978). Dogra (1967) a étudié en détail la variation de l'embryogenèse chez les Taxodiacées. L'étude de Biota orientalis par Chesnoy (1977) constitue une analyse exhaustive de la documentation sur les Cupressacées. Peu d'espèces de Podocarpacées ont été étudiées et l'étude la plus récente a

été effectuée par Buchholz (1941). L'embryogenèse de la plupart des genres de la famille des Taxacées a été décrite, mais aucune analyse de cette documentation n'a été effectuée. Toutefois, une étude récente de Pseudotaxus comprend la plupart des références relatives à l'embryogenèse au sein de cette famille (Chen et Wang, 1978). Cephalotaxus, le seul genre des Céphalotaxacées, a été étudié et son rapport avec les autres conifères évalué (Singh, 1961, 1964). Les Araucariacées de l'hémisphère sud ont été très peu étudiées (Singh, 1978).

Le développement du proembryon commence par la division du noyau du zygote. Chez les Pinacées, deux noyaux-fils se forment et se divisent, produisant quatre noyaux libres et le néocytoplasme dense au centre de l'archégone. Les quatre noyaux libres et le néocytoplasme migrent à la chalaze de l'archégone et constituent un étage unique de noyaux. La division nucléaire et la formation de la paroi des cellules suivent, entraînant la formation d'un proembryon de 8 cellules, ensuite de 12 ou de 16 cellules (fig. 7,1). Le nombre de cellules du proembryon et leur disposition peuvent varier selon la famille et le genre (Roy Chowdhury, 1962). La terminologie employée pour décrire ces variations est étendue (Roy Chowdhury, 1962; Dogra, 1967; Singh, 1978). En général, les irrégularités observées pendant le développement du proembryon n'ont pas été liées à la germination des graines.

Puisque la plupart des conifères contiennent plusieurs archégones, plus d'un oeuf peut être fécondé. Les fécondations multiples se produisent à peu près au même moment et les proembryons qui en résultent se développent au même rythme. La fécondation d'une oosphère dans un gamétophyte femelle ne semble pas empêcher la fécondation subséquente d'autres oosphères; toutefois, les oosphères non fécondées dégénèrent rapidement à mesure que les proembryons voisins se développent. La fécondation de plus d'une oosphère par gamétophyte

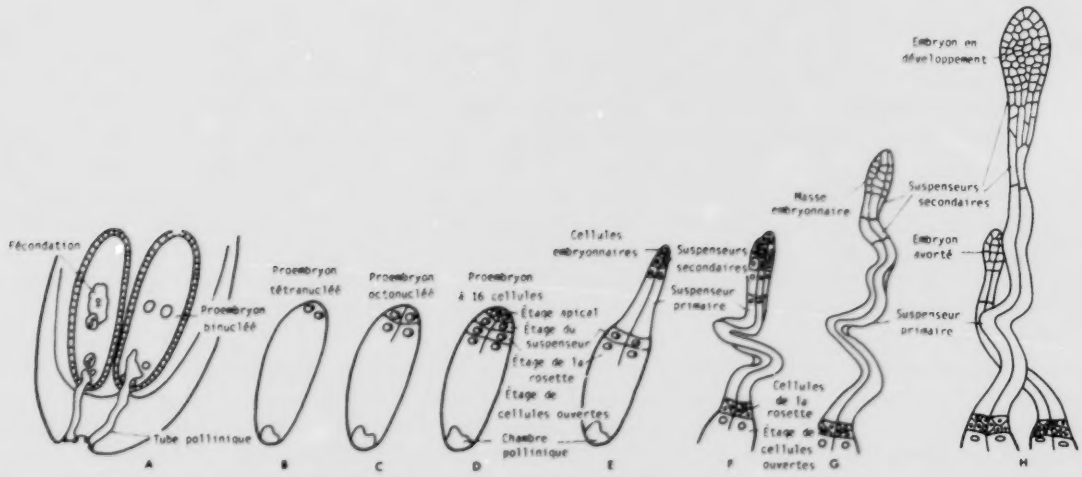


Figure 7,1. Fécondation et développement proembryonnaire chez Picea (extrait d'Owens et Molder, 1984c).

femelle (polyembryonie simple (PES)) est un phénomène très courant, mais non universel chez les conifères (voir l'annexe dans Willson et Burley, 1983). Les embryons ainsi produits possèdent des génotypes différents. Il est rare que plus d'un proembryon devienne un embryon. On ne connaît pas le mécanisme par lequel l'embryon qui se développe inhibe le développement des autres, ce qui aboutit en général à leur avortement. Selon Willson et Burley (1983), la PES correspondrait à un choix de partenaires par les plants mâles et les plants femelles. La tendance vers un plus grand nombre d'archégones par ovule aide à réduire la fréquence d'apparition de graines vides (Sarvas, 1962). Doyle (1954) a mis en évidence la tendance à l'augmentation du nombre d'archégones à partir de Podocarpacées primitives jusqu'aux membres évolués de cette famille. Des études de ce genre n'ont pas été effectuées pour d'autres familles. Le nombre d'archégones peut varier au sein des populations; cela peut constituer un caractère de sélection dans les vergers à graines.

Le stade de proembryon prend fin lorsque les cellules suspensoriales (fig. 7,2) du proembryon s'allongent et repoussent l'étage apical (embryonnaire) dans le gamétophyte femelle. Les cellules de l'étage apical se divisent et peuvent former un seul embryon, ou elles peuvent se disjoindre pour donner quatre filaments de cellules, chacun pouvant se développer en un embryon distinct. C'est ce que nous appelons la polyembryonie de clivage (PEC); les embryons sont génétiquement identiques. Buchholz (1929) soutenait qu'un seul gros proembryon devait avoir l'avantage sur un petit embryon de clivage, mais Doyle et Brennan (1971) ont signalé que les embryons de clivage se développent plus vite. Selon Willson et Burley (1983) les embryons produits par polyembryonie de clivage peuvent assimiler les nutriments plus rapidement qu'un seul gros embryon. Cette capacité peut intensifier la concurrence entre embryons de génotypes différents dans un même ovule. La polyembryonie de clivage ne se produit pas chez tous les conifères et elle est

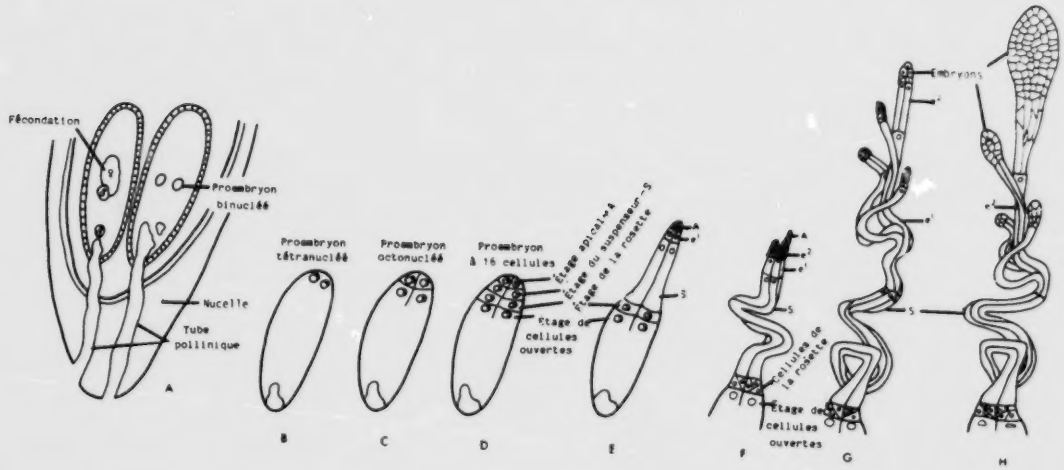


Figure 7,2. Fécondation et polyembryonie par clivage chez Pinus (extrait d'Owens et Molder, 1984b).

rare chez d'autres (voir l'annexe dans Willson et Burley, 1983). Il arrive souvent que chez les végétaux sans polyembryonie de clivage, les cellules du proembryon ne contribuent pas toutes également au développement de l'embryon. Certaines files de cellules plus vigoureuses croissent mieux que les autres, mais ne s'en détachent pas. C'est ce que nous appelons la polyembryonie de clivage retardée qui s'observe chez Pseudotsuga (Allen et Owens, 1972), Larix (Schopf, 1943; Owens et Molder, 1979c), et Picea (Singh et Owens, 1981a). L'importance de ce phénomène est incertaine. Il peut s'agir seulement d'un état évolutif intermédiaire de polyembryonie de clivage jusqu'à la polyembryonie simple (Buchholz, 1926, 1950) ou de polyembryonie simple jusqu'à la polyembryonie de clivage (Thomson, 1945 et Roy Chowdhury, 1962). Dogra (1967) a étudié d'autres catégories de polyembryonie.

Le développement de l'embryon de conifère peut se poursuivre normalement ou être inhibé et reprendre lorsque les conditions deviennent favorables, ou bien les embryons peuvent dégénérer. Chez Pinus (Hagman et Mikkola, 1963), Pseudotsuga (Orr-Ewing, 1954, 1957), et Picea (Mergen et al., 1965), la dégénération remonte à l'autopollinisation et peut être le résultat d'une incompatibilité physiologique entre les embryons dans les premiers stades et le tissu du gamétophyte femelle. Toutefois, des observations chez d'autres conifères (par exemple Abies) ne montrent pas que l'autopollinisation entraîne une dégénération des embryons (Sorensen, 1982). On trouve peu souvent des graines imparfaites ou non développées chez Pinus strobus (Kriebel, 1966) dues à l'autopollinisation. L'embryologie des conifères chez lesquels il y a autopollinisation n'a pas fait l'objet d'études poussées. Des auteurs ont indiqué qu'on n'avait pas signalé d'auto-incompatibilité prézygotique intraspécifique chez les conifères (Hagman, 1975), mais que la sélection naturelle opérait contre l'autopollinisation puisque les embryons issus d'autopollinisation sont peu viables (Sorensen, 1982).

Dans le cas de croisements interspécifiques entre Picea et Pinus, l'incompatibilité se manifeste couramment au niveau prézygotique (Dogra, 1967; Hagman, 1975). Le développement du tube pollinique est en général inhibé (Hagman, 1975), mais s'il y a fécondation, il peut y avoir dégénération de l'embryon (Buchholz, 1944). La mortalité proembryonnaire est l'une des causes de la faible germination des graines dans le cas de croisements interspécifiques chez certains pins (Wright, 1959; Hagman et Mikkola, 1963).

Dogra (1967) mentionne plusieurs malformations proembryonnaires que d'autres (Wardlaw, 1955; Owens et Molder, 1975b) considéraient comme des variations naturelles du nombre de cellules et de leur disposition, déterminées en partie par des modifications de la forme et de la taille des gamétophytes femelles et des archégones. Il se peut que ces variations n'aient pas d'effet nocif sur le développement de l'embryon ou des graines. Toutefois, certains auteurs voient toute variation comme une perturbation qui peut conduire à un embryon anormal et ainsi augmenter la mortalité embryonnaire. Dogra (1967) avait constaté qu'une anomalie donnée pouvait ne pas être courante, mais que toutes les anomalies combinées affectaient 2 à 15 % des embryons d'une espèce. Il avait conclu que la mortalité embryonnaire précoce comptait plus dans la stérilité des graines de conifères qu'on ne le croit aujourd'hui. Looby et Doyle (1937) ont également indiqué qu'il y avait probablement plus d'embryons anormaux que le nombre indiqué dans les rapports publiés. Il est regrettable que nous ne possédions pas de grands échantillons

et de données numériques suffisantes pour des études embryologiques chez les conifères.

La dégénération de l'embryon peut survenir à plusieurs stades et donner des graines d'apparence normale avec des gamétophytes femelles et des cavités embryonnaires bien formés, mais dont les embryons sont dégénérés (Müller-Olsen et Simak, 1954). En s'appuyant sur ces données, Dogra (1967) a décrit quatre catégories de graines. Dans le cas des graines de la catégorie I, les ovules sont pollinisés et les oosphères fécondées, mais il y a un facteur qui provoque l'avortement des jeunes embryons. Les graines de la catégorie II peuvent contenir des gamétophytes femelles bien développés et au moins un petit embryon dont la longueur ne dépasse pas la moitié de la cavité embryonnaire. Cette catégorie peut être subdivisée (Simak et Gustafsson, 1959; Simak et Kamra, 1963; Simak, 1966). Les graines de la catégorie III contiennent au moins un embryon dont le plus long mesure entre la moitié et les trois quarts de la cavité embryonnaire. Les graines de la catégorie IV contiennent un embryon complètement développé occupant entièrement ou presque la cavité embryonnaire. Il a réparti les graines de Pinus sylvestris et de Picea abies dans ces catégories et déterminé des causes possibles de dégénération dans chacune des catégories. Cette approche pourrait être appliquée à d'autres conifères et permettre de comprendre les causes sous-jacentes d'une bonne ou d'une mauvaise germination des graines. Toutefois, il se peut que le système de Dogra ne convienne pas à tous les conifères puisque, contrairement à bon nombre de conifères, Pinus (Sarvas, 1962) et dans une moindre mesure Picea (Sarvas, 1968; Mikkola, 1969) ont besoin de grains de pollen pour le développement normal de l'ovule avant la fécondation.

Berlyn (1962) a supposé que chez Pinus, les espèces à grosses graines avaient une période de sélection plus longue que les espèces à petites graines. Toutefois, cela ne s'est pas vérifié dans une espèce et Buchholz (1946) a constaté que, pour un arbre donné, les plus petites graines possédaient la plus longue période de sélection embryonnaire. Si la sélection embryonnaire survient très tard au cours du développement, on peut obtenir des graines polyembryonnaires (Johnstone, 1940; Berlyn, 1962). On a souvent signalé des graines polyembryonnaires chez les conifères (Johnstone, 1940).

Ovules incomplets

Des ovules incomplets peuvent être le résultat de l'avortement ou de l'absence de développement de l'ovule. L'avortement des ovules a été étudié très en détail chez Pinus (Sweet, 1973), genre chez lequel le pollen est nécessaire au développement normal de l'ovule et du gamétophyte femelle. Des observations semblables ont été faites dans le cas de Picea (Sarvas, 1968; Mikkola, 1969; Owens et Blake, 1984). Toutefois, chez Picea un petit nombre d'ovules non pollinisés se développent et la pollinisation par des grains de pollen morts ou des grains de pollen provenant d'autres espèces peut favoriser le développement de l'ovule. Sweet et Lewis (1969) ont laissé entendre qu'une auxine diffusible du pollen dans le nucelle peut stimuler l'ovule pour qu'il produise des hormones qui favorisent son développement. L'absence de grains de pollen chez la plupart des autre genres de conifères n'arrête pas le développement du gamétophyte femelle et il se formera des graines d'apparence normale. Toutefois, il n'y a pas d'embryons sans fécondation et le gamétophyte femelle

rare chez d'autres (voir l'annexe dans Willson et Burley, 1983). Il arrive souvent que chez les végétaux sans polyembryonie de clivage, les cellules du proembryon ne contribuent pas toutes également au développement de l'embryon. Certaines files de cellules plus vigoureuses croissent mieux que les autres, mais ne s'en détachent pas. C'est ce que nous appelons la polyembryonie de clivage retardée qui s'observe chez Pseudotsuga (Allen et Owens, 1972), Larix (Schopf, 1943; Owens et Molder, 1979c), et Picea (Singh et Owens, 1981a). L'importance de ce phénomène est incertaine. Il peut s'agir seulement d'un état évolutif intermédiaire de polyembryonie de clivage jusqu'à la polyembryonie simple (Buchholz, 1926, 1950) ou de polyembryonie simple jusqu'à la polyembryonie de clivage (Thomson, 1945 et Roy Chowdhury, 1962). Dogra (1967) a étudié d'autres catégories de polyembryonie.

Le développement de l'embryon de conifère peut se poursuivre normalement ou être inhibé et reprendre lorsque les conditions deviennent favorables, ou bien les embryons peuvent dégénérer. Chez Pinus (Hagman et Mikkola, 1963), Pseudotsuga (Orr-Ewing, 1954, 1957), et Picea (Mergen et al., 1965), la dégénération remonte à l'autopollinisation et peut être le résultat d'une incompatibilité physiologique entre les embryons dans les premiers stades et le tissu du gamétophyte femelle. Toutefois, des observations chez d'autres conifères (par exemple Abies) ne montrent pas que l'autopollinisation entraîne une dégénération des embryons (Sorensen, 1982). On trouve peu souvent des graines imparfaites ou non développées chez Pinus strobus (Kriebel, 1966) dues à l'autopollinisation. L'embryologie des conifères chez lesquels il y a autopollinisation n'a pas fait l'objet d'études poussées. Des auteurs ont indiqué qu'on n'avait pas signalé d'auto-incompatibilité prézygotique intraspécifique chez les conifères (Hagman, 1975), mais que la sélection naturelle opérait contre l'autopollinisation puisque les embryons issus d'autopollinisation sont peu viables (Sorensen, 1982).

Dans le cas de croisements interspécifiques entre Picea et Pinus, l'incompatibilité se manifeste couramment au niveau prézygotique (Dogra, 1967; Hagman, 1975). Le développement du tube pollinique est en général inhibé (Hagman, 1975), mais s'il y a fécondation, il peut y avoir dégénération de l'embryon (Buchholz, 1944). La mortalité proembryonnaire est l'une des causes de la faible germination des graines dans le cas de croisements interspécifiques chez certains pins (Wright, 1959; Hagman et Mikkola, 1963).

Dogra (1967) mentionne plusieurs malformations proembryonnaires que d'autres (Wardlaw, 1955; Owens et Molder, 1975b) considéraient comme des variations naturelles du nombre de cellules et de leur disposition, déterminées en partie par des modifications de la forme et de la taille des gamétophytes femelles et des archégones. Il se peut que ces variations n'aient pas d'effet nocif sur le développement de l'embryon ou des graines. Toutefois, certains auteurs voient toute variation comme une perturbation qui peut conduire à un embryon anormal et ainsi augmenter la mortalité embryonnaire. Dogra (1967) avait constaté qu'une anomalie donnée pouvait ne pas être courante, mais que toutes les anomalies combinées affectaient 2 à 15 % des embryons d'une espèce. Il avait conclu que la mortalité embryonnaire précoce comptait plus dans la stérilité des graines de conifères qu'on ne le croit aujourd'hui. Looby et Doyle (1937) ont également indiqué qu'il y avait probablement plus d'embryons anormaux que le nombre indiqué dans les rapports publiés. Il est regrettable que nous ne possédions pas de grands échantillons

et de données numériques suffisantes pour des études embryologiques chez les conifères.

La dégénération de l'embryon peut survenir à plusieurs stades et donner des graines d'apparence normale avec des gamétophytes femelles et des cavités embryonnaires bien formés, mais dont les embryons sont dégénérés (Müller-Olsen et Simak, 1954). En s'appuyant sur ces données, Dogra (1967) a décrit quatre catégories de graines. Dans le cas des graines de la catégorie I, les ovules sont pollinisés et les oosphères fécondées, mais il y a un facteur qui provoque l'avortement des jeunes embryons. Les graines de la catégorie II peuvent contenir des gamétophytes femelles bien développés et au moins un petit embryon dont la longueur ne dépasse pas la moitié de la cavité embryonnaire. Cette catégorie peut être subdivisée (Simak et Gustafsson, 1959; Simak et Kamra, 1963; Simak, 1966). Les graines de la catégorie III contiennent au moins un embryon dont le plus long mesure entre la moitié et les trois quarts de la cavité embryonnaire. Les graines de la catégorie IV contiennent un embryon complètement développé occupant entièrement ou presque la cavité embryonnaire. Il a réparti les graines de Pinus sylvestris et de Picea abies dans ces catégories et déterminé des causes possibles de dégénération dans chacune des catégories. Cette approche pourrait être appliquée à d'autres conifères et permettre de comprendre les causes sous-jacentes d'une bonne ou d'une mauvaise germination des graines. Toutefois, il se peut que le système de Dogra ne convienne pas à tous les conifères puisque, contrairement à bon nombre de conifères, Pinus (Sarvas, 1962) et dans une moindre mesure Picea (Sarvas, 1968; Mikkola, 1969) ont besoin de grains de pollen pour le développement normal de l'ovule avant la fécondation.

Berlyn (1962) a supposé que chez Pinus, les espèces à grosses graines avaient une période de sélection plus longue que les espèces à petites graines. Toutefois, cela ne s'est pas vérifié dans une espèce et Buchholz (1946) a constaté que, pour un arbre donné, les plus petites graines possédaient la plus longue période de sélection embryonnaire. Si la sélection embryonnaire survient très tard au cours du développement, on peut obtenir des graines polyembryonnaires (Johnstone, 1940; Berlyn, 1962). On a souvent signalé des graines polyembryonnaires chez les conifères (Johnstone, 1940).

Ovules incomplets

Des ovules incomplets peuvent être le résultat de l'avortement ou de l'absence de développement de l'ovule. L'avortement des ovules a été étudié très en détail chez Pinus (Sweet, 1973), genre chez lequel le pollen est nécessaire au développement normal de l'ovule et du gamétophyte femelle. Des observations semblables ont été faites dans le cas de Picea (Sarvas, 1968; Mikkola, 1969; Owens et Blake, 1984). Toutefois, chez Picea un petit nombre d'ovules non pollinisés se développent et la pollinisation par des grains de pollen morts ou des grains de pollen provenant d'autres espèces peut favoriser le développement de l'ovule. Sweet et Lewis (1969) ont laissé entendre qu'une auxine diffusible du pollen dans le nucelle peut stimuler l'ovule pour qu'il produise des hormones qui favorisent son développement. L'absence de grains de pollen chez la plupart des autre genres de conifères n'arrête pas le développement du gamétophyte femelle et il se formera des graines d'apparence normale. Toutefois, il n'y a pas d'embryons sans fécondation et le gamétophyte femelle

dégénère en laissant une graine de taille normale, mais vide (Orr-Ewing, 1957; Owens et Molder, 1975b, c, 1977d, 1979a; Singh et Owens, 1981b, 1982).

Tous les cônes de conifères sont pourvus d'écailles ovulifères à la base, et dans une moindre mesure au sommet, lesquelles ne portent aucun ovule ou des ovules rudimentaires. Ces derniers ne se développent pas entièrement ou ils se développent lentement et ne sont pas pollinisés (Owens et al., 1981a, b). Ce phénomène est très marqué chez Pinus. Sarvas (1962) a montré que 78 % des écailles de P. sylvestris étaient incomplets ou stériles et que 92 % de celles-ci étaient situées à la base du cône. Seulement 60 % des écailles de P. radiata (Sweet, 1973) et 25 % de celles de P. contorta (Owens et al., 1982) portent des ovules capables de former des graines. Le potentiel de formation des graines par les cônes se trouve ainsi gravement limité, mais cette propriété est inhérente à l'espèce et ne peut probablement pas être modifiée. Ce trait devrait être déterminé avec précision pour chaque espèce de telle sorte que le potentiel de production des graines ou le rendement des graines (Bramlett et al., 1978) ne soit pas surestimé.

On peut également trouver des ovules incomplets dans les régions fertiles des cônes, mais ce phénomène n'a pas été bien étudié quant à la cause ou à la fréquence dans les cônes, les arbres ou l'espèce. Lyons (1956) a trouvé que de 50 à 60 % des ovules se trouvant dans la région fertile des cônes de P. resinosa ne produisaient pas de graines; il attribuait ce phénomène à l'avortement de l'ovule au cours de la première année ou à la non-production d'archégones au cours de la deuxième année. Chez Pseudotsuga de Nouvelle-Zélande, le pourcentage d'ovules incomplets variait de 13 à 52 %, ce qui était sous l'influence de la situation géographique et du climat (Sweet et Bollmann, 1972). Chez Picea abies, environ 7 % des ovules étaient anormaux (Sarvas, 1968). Chez les ovules anormaux résultant de l'avortement de l'ovule, des graines à ailes peuvent se développer, mais elles sont en général petites et aplaties. De plus, étant donné que les ailes des graines chez les Pinacées se développent à partir de l'écaille ovulifère (Owens et Smith, 1965), il est possible qu'il s'en développe sans qu'un ovule y soit fixé. L'incapacité de reconnaître les anomalies possibles dans les régions fertiles des cônes peut entraîner un mauvais calcul du rendement final des graines (Lyons, 1956).

La cause la plus courante de l'avortement tardif de l'ovule chez certains genres est l'absence de grains de pollen; d'autres facteurs peuvent toutefois avoir un effet. Lyons (1956) ainsi que Burdon et Low (1973) ont laissé entendre que la compétition pour les matières nutritives pouvait être un facteur entraînant l'avortement des ovules pollinisés. Dickman et Kozlowski (1968, 1969a, b, 1970) ont montré l'existence de profils de croissance saisonnière chez les cônes fructifères de Pinus resinosa et des modifications des macro- et micronutriments chez les graines en développement. Les cônes fructifères en développement sont de puissants réservoirs de métabolites rivalisant pour des quantités limitées d'éléments nutritifs. Par conséquent, toute augmentation générale de la vigueur d'un arbre peut accroître la production de cônes et de graines. Le dégagement par élimination des arbres voisins, ce qui augmente en général la quantité d'éléments nutritifs disponibles pour les arbres conservés, a augmenté la production de cônes et la proportion de graines complètes (Allen et Trousdell, 1961).

Certaines irrégularités du développement de l'ovule et des graines peuvent être d'origine environnementale. Brown (1973) a proposé que des

facteurs comme l'emplacement et la position de la cime ainsi que des traits propres à chaque arbre puissent influer sur le développement des graines. Le climat sub-arctique a causé des dommages au gamétophyte femelle et aux embryons de P. sylvestris et de Picea abies (Simak et Gustafsson, 1954; Sarvas, 1962), et la sécheresse chez Cedrus deodara et Abies pindrow (Dogra, 1967). Chez Thuja plicata, des températures légèrement inférieures à la normale au moment de la pollinisation ont été liées à une incidence élevée d'avortement des ovules (Owens et Molder, 1980b). Selon Dogra (1967), les facteurs climatiques ont en général moins d'effet sur la proembryogenèse que sur l'embryogenèse tardive. L'importance des dommages peut varier selon le stade de développement ainsi que la résistance de l'espèce, la provenance ou l'arbre.

Plusieurs obstacles ont gêné les études des effets endogènes et environnementaux sur le développement des ovules. Peu d'études ont été effectuées sur les changements physiologiques chez les gamétophytes et les embryons pendant leur développement (Takao, 1960). Jusqu'à tout récemment, il était impossible de tester l'effet des facteurs endogènes et environnementaux sur les arbres reproducteurs dans des conditions contrôlées. Toutefois, il sera possible d'effectuer ce genre d'études grâce à des techniques de pointe dans les domaines de la biochimie, de l'histochimie et des ultrastructures associées à l'induction des cônes sur de petits arbres (chap. 4).

Avortement et perte de cônes

Les cônes, comme les graines, peuvent avorter ou être perdus avant que les graines ne parviennent à maturité. Les nombreuses causes sont souvent mal comprises et elles peuvent varier selon les espèces. Le stade le plus vulnérable se situe au moment de la pollinisation ou à peu près à ce moment-là. On suppose en général que cela est attribuable aux basses températures (Hard, 1963; Hutchison et Bramlett, 1964; Krugman, 1966), mais cela n'a pas été surveillé dans des conditions contrôlées. Le dépérissement du cônelet commence généralement dans l'axe du cône (White et Knopp, 1978) et les ovules, suivi par le flétrissement et le brunissement des bractées (J.N. Owens, observation personnelle). Pour qu'on soit en mesure d'établir les effets de la température et de l'humidité sur les cônelets, des études doivent être effectuées sur de petits arbres en milieu contrôlé.

Peu d'études portent sur la perte des cônelets avant la pollinisation, sauf celles qui traitent de l'avortement possible des bourgeons floraux ou de la latence (voir chap. 3). On a lieu de croire que chez Pinus, de 3 à 5 % des cônelets avortent au cours des 3 mois qui précèdent la pollinisation (Seet, 1973). Selon Sweet et Bollman (1970), la perte hâtive (chute) des cônelets est en partie attribuable chez P. radiata à une compétition entre les cônes et les méristèmes végétatifs.

La plupart des études portant sur la perte des cônelets ont été effectuées chez le genre Pinus, où l'avortement des cônelets après la pollinisation est un phénomène courant. Une pollinisation inadéquate est en général à l'origine de ce phénomène. Sarvas (1962) a affirmé que chez P. sylvestris, une pollinisation inadéquate est responsable de 80 % de la chute naturelle des cônelets et un certain type de dommage aux cônelets est responsable du reste. Il estimait que lorsque plus de 20 % des ovules potentiellement fertiles avortent (faute de grains de pollen), les cônelets meurent au cours de la

première année de leur développement. De fortes différences clonales ont été observées au niveau de la quantité de cônelets qui tombent et du moment de leur chute (Sweet et Thulin, 1969; Forbes, 1971). Bramlett (1972) a observé un taux de survie de 3 à 65 % sur 2 années consécutives, et Brown (1971) a enregistré de son côté un taux de survie de 20 à 52 %. La chute des cônelets a semblé être plus courante dans les parties inférieures que supérieures de la cime (Sweet et Thulin, 1969) et sur les faces de l'arbre exposées au froid (Brown, 1970). L'abscission des cônelets fructifères non pollinisés a été étudiée du point de vue anatomique et phénologique, mais non pas sur le plan physiologique (Sweet, 1973). Les cônelets non pollinisés de Pinus se développent normalement pendant plusieurs semaines, puis 80 à 90 % de ceux-ci tombent en moins de 2 semaines. Ce phénomène peut être provoqué par le non-développement des ovules.

Nous possédons quelques références en ce qui concerne l'abscission des cônes de Pinus au printemps, une année après la pollinisation et au moment de la croissance rapide des cônes (McWilliam, 1959a; Katsuta et Satoo, 1964; Krugman, 1970; Sweet et Bollmann, 1971). Katsuta et Satoo (1964) ont conclu que la chute des cônes à ce moment-là n'était aucunement liée à la proportion d'ovules fertilisés ou d'embryons développés. Sweet et Bollmann (1970) ont montré que la compétition pour les glucides et les éléments nutritifs minéraux peut provoquer une abscission prématurée des cônes chez P. radiata. Chez Pinus, la diffusion de l'auxine à partir des grains de pollen en germination pourrait stimuler la production d'auxine par l'ovule. Ce phénomène attirerait les métabolites, réduisant ainsi l'avortement des ovules et l'abscission des cônes. Les expériences au cours desquelles on applique de l'auxine aux pédicelles coupés des cônes montrent que des teneurs élevées en auxine dans les cônes empêchent l'abscission (Sweet, 1973).

Peu d'études ont été effectuées sur les modifications physiologiques associées à la perte des cônes. White et Knopp (1978) ont montré que les teneurs en ATP chutaient à mesure que les cônelets avortaient. La compétition pour l'eau peut toucher la chute des cônes (Rehfeldt et al., 1971), mais, chez P. palustris, l'application d'engrais et l'irrigation n'ont pas abaissé le taux d'avortement des cônelets (Summerville et al., 1979). De basses températures peuvent également causer la chute des cônes (Sweet et Thulin, 1969). Katsuta (1975) a étudié le développement des cônes chez P. thunbergii et P. densiflora en réponse à un refroidissement et à la longueur du jour, mais aucune donnée n'a été obtenue sur la perte des cônes. La position du cône sur la cime peut avoir certains effets (Brown, 1973), ainsi que les champignons et les insectes (Wright, 1953).

On a signalé une perte de cônes après la fécondation (Brown, 1970; Bramlett, 1972) mais ce phénomène n'est pas courant. Rehfeldt et al. (1971) ont décrit la chute des cônes après la fécondation chez P. monticola et ils ont montré qu'elle était influencée par un déficit en eau au tout début de l'été. Selon Sweet (1973), la perte peu importante de cônes à cette période est due à une compétition moins forte pour les éléments nutritifs, étant donné que les cônes et les graines ont presque atteint leur plein développement au moment de la fécondation. On a remarqué que le tégument séminal est bien développé au moment de la fécondation et que les graines et les ailes des graines sont habituellement séparées des écailles ovulifères. Chez la plupart des conifères il n'existe aucune communication vasculaire entre les graines et les écailles ovulifères, mais, dans le cas contraire, elle est rudimentaire et

interrompue après la fécondation (Owens et al., 1982; Singh et Owens, 1981a, b, 1982). Par conséquent, les graines sont en général autonomes au cours du développement qui suit la fécondation et ne servent plus de réservoirs de métabolites importants. En général, l'allongement des pousses, une autre forme importante de consommation métabolique, est terminé à ce moment (Owens, 1984b) et ne dispute plus les métabolites aux cônes en voie de maturation.

Maturation des graines chez les conifères

Singh (1978) a décrit le développement du tégument séminal chez les conifères. Ce tégument (test) commence en général à se différencier en une structure à trois couches avant la fécondation. La différenciation de la sarcotesta, couche externe et mince, de la sclérotesta, couche moyenne épaisse et dure, et de l'endotesta, couche interne et mince, se poursuit pendant tout le développement de l'embryon (Singh et Johri, 1972; Singh, 1978). Seuls les genres Cedrus et Cephalotaxus ont une testa vascularisée (Roy Chowdhury, 1961; Singh, 1961). Le développement de cavités de résine dans le tégument séminal a été décrit chez plusieurs espèces d'Abies (Owens et Molder, 1977d; Singh et Owens, 1981b, 1982). Les graines résineuses posent des problèmes particuliers au niveau de l'extraction des graines et de leur manipulation.

Il se produit des modifications au sein du gamétophyte femelle après la fécondation. Il se forme une cavité de corrosion par rupture des cellules de la partie centrale du gamétophyte femelle. Le jeune embryon est poussé dans cette cavité par suite de l'allongement des cellules du suspenseur. Chez les quelques membres de la famille des Pinacées chez lesquels ce phénomène a été étudié, il se forme une cavité même lorsqu'il n'y a pas eu fécondation (Singh et Owens, 1981b, 1982). La formation de la cavité peut donc être causée par la libération de substances par les archégones qui dégénèrent (J.N. Owens, observation personnelle). La présence d'une cavité peut donner la fausse impression qu'il y a eu formation d'un embryon et que celui-ci a avorté.

Le gamétophyte femelle se modifie pendant le développement de l'embryon. Il subit des divisions cellulaires, qui peuvent être diffuses ou concentrées dans certaines régions, mais le changement le plus marqué est le dépôt de réserves alimentaires sous forme de lipides, d'amidon et de protéines. L'une des études les plus complètes sur les modifications de l'amidon, des lipides et des lipoprotéines a porté sur le gamétophyte du gymnosperme primitif Ginkgo (Favre-Duchartre, 1956, 1958a). Il semble que des modifications semblables se produisent dans les gamétophytes des Pinacées (Hakansson, 1956; Takao, 1960; Owens et al., 1982; Singh et Owens, 1981a, b, 1982), mais aucune étude histochimique et ultrastructurale n'a porté sur la période du développement des graines de conifères. Hakansson (1956) a suivi le développement de l'embryon et l'état des réserves alimentaires dans les gamétophytes femelles de Pinus et de Picea. Il existe des différences entre les deux genres, mais des études plus complètes doivent être effectuées. Une étude ultrastructurale détaillée a été effectuée sur les embryons et les gamétophytes femelles de P. sylvestris dans les graines sèches et en voie de germination (Simola, 1974).

Chez la plupart des conifères, des ailes se développent sur les graines à partir des écailles ovulifères (par exemple chez les Pinacées) ou à partir des ovules (chez les Cupressacées). Les détails relatifs au développement des ailes sur les graines et de la couche de séparation qui se forme entre l'écaille ovulifère et l'aile de la graine ont été indiqués dans le cas de

Pseudotsuga (Owens et Smith, 1965). Les facteurs qui agissent sur l'abscission des graines et des ailes n'ont pas été étudiés, mais la séparation n'est pas toujours complète (J.N. Owens, observation personnelle). L'origine des ailes des graines, à partir des ovules, a été décrite dans le cas de Thuja plicata et de Chamaecyparis nootkatensis (Owens et Molder, 1980b, 1984a).

Embryogenèse chez les feuillus

L'embryogenèse hâtive des angiospermes a été divisée en trois types (Crété, 1963), six types (Johansen, 1950) ou plus. L'embryologie systématique de Davis (1966) utilise la classification de Johansen; la plupart des feuillus des régions tempérées boréales appartiennent à trois types principaux. La plupart des membres d'une famille ont le même type de développement. Par conséquent, les genres qui n'ont pas encore été étudiés (Fagus, Betula) ont probablement une embryogenèse semblable à celle des autres membres de la même famille. Dans tous les cas, la première division du zygote est obtenue par la formation d'une paroi transversale formant une cellule apicale et une cellule basale. Il existe une très grande variation passé cette étape. Le type onagrade est observé chez Acer, Quercus, certaines espèces de Populus et quelques membres de la famille des Ulmacées. Chez ce type, la cellule apicale se divise longitudinalement et la cellule basale ne joue qu'un rôle mineur dans le développement de l'embryon. Alnus, Carya, Juglans, la plupart des membres de la famille des Salicacées et tous les membres de la famille des Rosacées appartiennent au type asterade. Ce dernier diffère du type onagrade en ce sens que la cellule apicale et la cellule basale participent toutes deux à la formation de l'embryon. Ulmus et probablement Fraxinus appartiennent au type solanad chez lequel la cellule apicale se divise transversalement et la cellule basale se divise pour former un suspenseur composé de deux cellules ou plus. Nous ne possédons aucune description pour les Platanacées (Davis, 1966).

En général, les autres divisions cellulaires sont bien coordonnées, mais il existe des variations chez les différentes plantes (Foster et Gifford, 1974). Le suspenseur, composé d'une file de cellules en nombre variable, reste attaché à l'endosperme et s'allonge. Les cellules distales qui ont été repoussées dans l'endosperme se divisent dans des plans différents pour former un amas de cellules globuleux ou en forme de coeur, à partir duquel l'embryon se développe. Les détails des étapes subséquentes de l'embryogenèse chez Quercus ont été étudiés soigneusement (Stairs, 1964). Salix (Maheshwari et Roy, 1951) et Populus (Nagaraj, 1952) ont également été étudiés, mais pas d'autres genres. On ne sait donc pas si des problèmes au niveau de l'embryogenèse pourraient réduire la production de graines. L'idée que des obstacles à la reproduction chez les angiospermes existent surtout au niveau prézygotique a été avancée, mais il se produit bien une certaine sélection post-zygotique (Willson et Burley, 1983). La double fécondation peut renforcer le lien entre l'endosperme et le zygote, ce qui diminue la possibilité d'avortement de l'embryon et la sélection post-zygotique (Charnov, 1979).

La polyembryonie existe chez les angiospermes, mais il s'agit d'un phénomène assez exceptionnel chez les feuillus. On relève différents types de polyembryonie. Il se produit une polyembryonie vraie lorsque plus d'un embryon se forme dans un sac embryonnaire. Ceci peut se produire par bourgeonnement ou par clivage du proembryon, à partir des synergides ou des antipodes, ou à partir du nucelle ou du tégument. Chez Ulmus, les antipodes

peuvent donner naissance à des embryons supplémentaires, mais ceux-ci ne survivent pas (Guignard et Mestre, 1966). Le bourgeonnement du suspenseur produit une polyembryonie chez Acer (Davis, 1966). La polyembryonie a été signalée chez Alnus, Juglans, Fraxinus et Populus sans que les types soient déterminés (Davis, 1966); toutefois, la fréquence est faible (0,71 à 7 % chez Fraxinus) (Davis, 1966) et elle a une importance moindre que chez les conifères. Chez certaines angiospermes, il existe une fausse polyembryonie, c'est-à-dire, des embryons proviennent de différents sacs embryonnaires dans le même ovule, ou il y a fusion de deux ou plusieurs nucelles, mais aucun cas de ce genre n'a été signalé chez les feuillus. La polyembryonie a également été utilisée pour décrire le développement de deux ovules par ovaire chez Betula pubescens où, en général, seulement un ovule et un embryon parviennent à maturité par fruit (Sulkinoja et Valanne, 1980).

L'agamospermie, qui est le développement de graines viables en l'absence de grains de pollen, peut se produire chez certains feuillus comme Acer saccharum (Gabriel, 1967). Toutefois, chez la plupart des espèces, les ovules non pollinisés avortent pendant le développement. Chez Alnus, Betula, Quercus et Corylus (Hagman, 1970), l'avortement de l'ovule autopollinisé peut être causé par l'inhibition de la croissance du tube pollinique attribuable à un mécanisme d'incompatibilité situé dans le style. Les ovules non pollinisés d'Alnus et Betula avortent, mais ils laissent des graines vides de grandeur normale (Hagman, 1970). Toutefois, à la différence de certains conifères, l'avortement de nombreux ovules chez ces espèces ne provoque pas la chute du fruit qui se développe (Sweet, 1973).

L'agamocarpie, qui est le développement de fruits en l'absence de pollinisation, se produit chez plusieurs feuillus incluant Alnus, Betula (Hagman, 1970), Fagus sylvatica (Nielsen et Schaffalitzky de Muckadell, 1954) et Acer saccharum (Gabriel, 1967). Chez bon nombre d'arbres fruitiers, la fécondation se produit au début du cycle reproducteur et fournit le stimulant nécessaire au développement de la graine et des fruits (Luckwill, 1959). On ne connaît pas la fréquence de ce phénomène chez les feuillus des régions tempérées boréales.

Perte d'ovules, de fleurs et de fruits

Chez les feuillus, les fleurs possèdent un nombre variable d'ovules selon l'espèce. Chez certaines espèces, tous les ovules peuvent se développer, alors que chez d'autres, tous avortent sauf un. En général, six ovules se développent dans l'ovaire de Quercus, mais normalement un seul se transforme en graine (Mogensen, 1975). Dans le cas de Betula, un seul des quatre ovules se développe en graine (Clausen, 1973a). Chez Populus trichocarpa, les ovaires contiennent 50 à 70 ovules, mais 25 à 40 ovules seulement peuvent être fonctionnels. Chez les autres, le développement arrête tôt et les ovules avortent (Stettler et Bawa, 1971). Même si cela diminue la production potentielle de graines, il peut s'agir d'une méthode de sélection importante ou une façon d'assurer la survie des embryons restants par réduction de la compétition pour les éléments nutritifs (Stephenson, 1980).

L'abscission prématurée des fleurs est courante chez les feuillus forestiers, mais les causes sont incertaines (Sweet, 1973). Williamson (1966)

a signalé que 90 % des fleurs qui se sont formées chez Quercus alba sont tombées de façon prématurée au cours des 4 mois qui ont suivi l'anthèse. Dans 65 % des cas, la chute s'est produite entre l'anthèse et la fécondation et le reste pendant la fécondation, le développement de l'embryon et la maturation des glands. Une chute semblable a été signalée chez un genre européen de Quercus et chez Tectona grandis (Bryndum et Hedegart, 1969). L'abscission prématurée a été liée à des dommages causés par le froid, la sécheresse, des températures élevées, les insectes, les champignons, les oiseaux et les mammifères. Stephenson (1981) a présenté une étude récente complète sur l'avortement des fleurs et des fruits, leurs causes et les fonctions finales.

Certaines espèces ont fait l'objet d'études plus poussées que d'autres. On a observé chez Eucalyptus pilularis un important phénomène d'avortement et d'abscission des fleurs avant l'anthèse. Ce phénomène a été lié à d'importantes augmentations de la vitesse de croissance des bourgeons, ce qui implique une compétition pour les métabolites (Florence, 1964). L'avortement des fruits en réponse à des ressources limitées a été décrit dans le cas de Catalpa speciosa comme la recherche d'un équilibre entre le nombre de graines et la qualité des graines, ce qui permet à la plante mère d'ajuster la production de fruits aux ressources disponibles (Stephenson, 1980). Beaucoup de recherches ont été effectuées sur les espèces des vergers dans lesquelles la présence de fleurs immatures et la chute des fruits sont importantes et très marquées. Les travaux de Luckwill (1959, 1970) montrent que l'ovule qui se développe après la pollinisation est une riche source d'auxine et d'autres hormones végétales et que s'il y a un nombre suffisant d'ovules qui se développent, les teneurs en hormones sont suffisamment élevées dans le fruit pour empêcher son abscission. Les notions élaborées par Luckwill (1970) relativement aux éléments nutritifs, aux hormones et au transport des éléments nutritifs dans le cas de l'abscission des pommes peuvent aussi s'appliquer aux feuillus, mais il semble qu'il n'y ait pas encore de données détaillées comparables dans le dernier cas.

Maturation des graines chez les feuillus

Le développement des graines chez les angiospermes est décrit par Bhatnagar et Johri (1972) et brièvement par Krugman et al. (1974). Le tégument séminal est plus variable et plus complexe que chez les conifères, en partie parce qu'il se développe à partir d'un double tégument chez la plupart des angiospermes. Le développement du tégument séminal a été décrit pour plusieurs familles, mais non pour les feuillus en forêt. En général, le tégument séminal est composé de plus de trois couches distinctes dont la structure et l'épaisseur sont variables. Contrairement aux conifères, la graine qui se développe reste attachée à la paroi de l'ovaire par le funicule qui laisse une cicatrice, le hile, sur le tégument séminal lorsque la graine tombe. Le tégument séminal peut être très mince (Populus, Salix), épais (Crataegus, Eucalyptus), membraneux (Ulmus) ou charnu (Magnolia). Il porte parfois des poils (Populus, Salix). Chez de nombreux sujets, la paroi du fruit et le tégument séminal fusionnent (Quercus, Platanus, Juglans); chez certains, le péricarpe forme une seule aile (Acer, Fraxinus), deux ailes (Alnus, Betula) ou une grande aile membraneuse autour de la graine (Ulmus). Pour description générale de la structure de la graine, on conseille aux lecteurs de consulter un manuel comme celui de Schopmeyer (1974).

Chez la plupart des feuillus en forêt, l'endosperme est consommé entièrement ou presque pendant le développement de l'embryon et la graine contient un gros embryon avec de gros cotylédons dans lesquels les réserves alimentaires sont emmagasinées (Quercus). Dans quelques espèces, l'endosperme constitue une grande partie de la graine et les cotylédons sont petits (Diospyros) (Schopmeyer, 1974). Chez la plupart des espèces l'embryon a atteint sa taille normale au moment où la graine ou le fruit est mûr et est libéré. L'embryon est resté rudimentaire ou immature au moment de la libération des graines seulement chez quelques espèces (F. nigra).

Développement du fruit

Le fruit est la structure qui contient la graine qui provient de l'hypertrophie et du développement modifié du gynécée, celui-ci étant composé d'un carpelle ou de plusieurs carpelles fusionnés (Foster et Gifford, 1974). D'autres parties de la fleur peuvent aussi constituer une partie du fruit à maturité, mais cela ne se produit généralement pas chez les feuillus des forêts. Les fruits de la plupart des feuillus sont simples et se développent à partir d'un ovaire unique. Les fruits sont secs et déhiscents (Populus, Salix), des akènes sèches indéhiscentes (Platanus), des samares (Acer, Fraxinus, Ulmus) ou des noix (Quercus, Juglans, Fagus).

La croissance du fruit dépend en général d'une stimulation produite par la pollinisation et la fécondation. Toutefois, certains plants peuvent développer des fruits sans pépins sans qu'il y ait eu pollinisation ou après avortement de l'embryon. Les fruits appartenant à ce type sont appelés parthénocarpiques. La parthénocarpie a été divisée en trois types: 1) des fruits qui se développent sans pollinisation, 2) des fruits chez lesquels la pollinisation stimule le développement, mais sans fécondation des ovules, 3) des fruits chez lesquels il y a fécondation, mais avortement des embryons avant maturation des fruits (Leopold, 1964). La parthénocarpie chez les feuillus des forêts est mal comprise.

Résumé et suggestions de recherche

L'embryogenèse chez les conifères est bien décrite, mais il y a peu d'études sur l'embryogenèse des feuillus des forêts. Toutefois, les études de l'embryogenèse conçues pour établir les causes possibles de l'avortement des ovules et des embryons sont plus importantes. On pense en général que les barrières d'incompatibilité à la reproduction chez les angiospermes s'élèvent pendant les stades prézygotiques et que chez les gymnospermes, elles s'élèvent après le stade de formation du zygote. Toutefois, nous possédons peu de documents sur les arbres des forêts pour soutenir cette hypothèse. Chez les feuillus, il existe beaucoup de cas d'avortement des ovules après la fécondation, mais des études doivent être effectuées pour déterminer s'il y a réellement eu fécondation. De la même façon, chez les conifères, le taux d'avortement des ovules peut être très élevé avant la fécondation aussi bien qu'après. Les causes de l'avortement dans ces périodes doivent être déterminées. La capacité d'induire la floraison chez de petits clones physiologiques en pots (boutures racinées) constitue un outil précieux pour ces études puisque les végétaux reproducteurs peuvent croître dans des milieux contrôlés qui permettent la surveillance des facteurs endogènes et exogènes. Les causes de l'avortement des fleurs et des cônelets doivent être déterminées de la même façon pour la plupart des espèces. Une exception qui a fait l'objet d'études

poussées est la chute des cônes chez Pinus due à une pollinisation insuffisante. Des facteurs comme de basses températures, le stress causé par l'humidité, la nutrition et la compétition pour les éléments nutritifs entre les structures végétatives et reproductrices doivent être étudiés dans des conditions contrôlées. Il faut aussi étudier les modifications physiologiques associées à l'avortement des ovules, des fleurs et des cônes. On doit d'abord étudier les espèces dont on connaît le développement normal et ce dernier doit être intégré dans toute étude écologique ou physiologique.

Le rapport entre l'embryon et l'endosperme ou le gamétophyte femelle pendant le développement des graines est mal connu dans le cas des feuillus et des conifères. Les études de ces modifications physiologiques peuvent être importantes pour comprendre le développement normal des graines et l'avortement de ces dernières.

La croissance des arbres dans des vergers à graines permet un certain contrôle des conditions environnementales et des conditions de culture qui ont un effet néfaste sur la production des graines dans la nature. Il est essentiel de bien comprendre d'abord le développement de l'embryon, des graines, des cônes et des fleurs pour être en mesure de déterminer les causes des pertes de graines, de cônes et de fleurs. Ce genre d'étude devrait permettre une amélioration importante de la quantité et de la qualité des graines.

SYNOPSIS

La production de semences des essences trouvées dans nos forêts boréales tempérées est une question complexe: en effet, le nombre d'espèces de conifères et de feuillus est élevé, leur cycle vital est souvent long et complexe, enfin, il faut étudier la question de bien des façons si l'on veut comprendre à fond les raisons de la variation observée. En principe, il faut étudier de manière exhaustive les facteurs en présence pour toutes les espèces, mais c'est généralement irréalisable à cause des contraintes financières. La tâche se trouve en partie simplifiée pour les raisons suivantes (1) certains aspects particuliers du développement sont déterminants pour la production des semences et (2) beaucoup d'espèces sont apparentées sur le plan reproductif, ce qui permet de formuler certaines généralisations prudentes à partir de l'étude détaillée de certaines espèces au cycle reproducteur représentatif.

Beaucoup de problèmes à étudier, certains majeurs d'autres mineurs, sont regroupés dans la section <<Sommaire et suggestions de recherche>> à la fin de chaque chapitre. Nous recommandons explicitement la recherche dans trois domaines en particulier pour les raisons suivantes: (1) la solution des problèmes considérés peut conduire à une amélioration notable de la production de semences, (2) les techniques nécessaires existent, et (3) il y a assez de renseignements sur les espèces d'importance commerciale. Les trois domaines sont l'induction florale, la pollinisation et les pertes de semences par avortement des cônes, des ovules et des embryons.

Induction florale

Une mauvaise initiation florale est souvent la première cause d'une mauvaise production de semences. L'induction florale a réussi chez beaucoup de conifères, mais chez peu de feuillus. Il faut poursuivre la recherche pour obtenir des résultats réguliers avec des traitements dont la durée aura été réduite. L'absence de conditions expérimentales rigoureusement vérifiées, le manque d'uniformité du matériel végétal et l'inclusion d'un nombre trop élevé de variables sont les principales lacunes trouvées dans une bonne partie des premiers travaux. Il serait préférable d'utiliser à l'avenir des arbres de taille réduite cultivés en contenants dans un milieu contrôlé; des boutures racinées fourniraient un matériel génétique uniforme. Dans toutes les expériences, il faudrait que les traitements soient mis en corrélation avec des stades de développement facilement reconnaissables (par exemple, l'élongation des pousses, en pourcentage).

Parmi les méthodes les plus intéressantes d'induction des cônes, mentionnons le traitement des Pinacées aux $GA_{4/7}$ avec un stress hydrique et une température élevée et le traitement des Cupressacées et des Taxodiacées avec la GA_3 uniquement. Cependant, il faut poursuivre la recherche pour raffiner ces méthodes, réduire la durée des traitements, et régler le nombre et déterminer le sexe des cônes induits. Pour obtenir des résultats réguliers, il sera essentiel d'utiliser du matériel clonal de petite taille, cultivé dans un milieu contrôlé. Lorsque des arbres cultivés au champ sont utilisés, il faut surveiller avec attention le stress hydrique et la corrélation des traitements avec le développement des pousses. Il y a maintenant assez d'articles parus pour montrer que les résultats les plus réguliers sont obtenus lorsque les dates des traitements, les méthodes et les conditions de croissance sont

soigneusement régies. Il faut poursuivre la recherche fondamentale pour savoir comment les traitements d'induction agissent sur la biochimie, la croissance et le développement des arbres. Il faudrait déterminer la fonction des régulateurs de croissance dans l'induction des cônes.

Des études comparables devraient être entreprises sur les feuillus en prenant du matériel génétiquement uniforme et en travaillant dans des conditions contrôlées plutôt qu'avec des arbres cultivés au champ. En général, les méthodes à employer avec les feuillus peuvent copier celles qui ont le mieux réussi chez les conifères, mais il faut veiller à éviter de reproduire les erreurs trouvées dans beaucoup des premières études sur l'induction des cônes des conifères.

Les travaux d'induction florale qui ont obtenu du succès devraient être suivis par des études sur le développement des cônes ou des fruits, de façon à déterminer le nombre optimal de cônes ou de fruits pour la production maximale de semences et la meilleure qualité possible de semences et de pousses. Cette partie de la recherche est essentielle pour démontrer la validité de l'induction florale et sa rentabilité.

Jusqu'à maintenant, la recherche sur l'induction florale indique que l'utilisation d'arbres de petite taille cultivés en contenants dans des vergers à graines, sur de petites superficies et dans des conditions contrôlées, constitue une solution de rechange valable aux vergers à graines de type classique pour la production de semences chez certaines espèces. Cependant, la rentabilité de cette pratique devrait être examinée au moyen d'une des espèces les mieux étudiées (p. ex. Picea glauca).

Pollinisation

La pollinisation, cause répandue de mauvaises récoltes de semences lorsqu'elle est peu efficace, constitue un deuxième grand domaine de recherche. La pollinisation au moment opportun avec du pollen de grande qualité peut faire augmenter significativement la production de semences. Dans la plupart des vergers à graines, il faudra de plus pratiquer des pollinisations massives. Pour cela, il faut donc continuer la recherche sur le forçage pollinique, la récolte, le stockage et les tests de viabilité. La viabilité du pollen doit être rattachée à sa fertilité par la tenue d'études sur la germination des graines. La recherche fondamentale en physiologie est une condition essentielle à la tenue des études sur le pollen, mais les connaissances sur la plupart des espèces forestières sont insuffisantes. Il faut déterminer les époques optimales et les méthodes de pollinisation en vue d'une production maximale de semences. Dans beaucoup de genres, les espèces sont fort semblables et il n'est peut-être pas utile de les étudier toutes. Beaucoup d'aspects de la pollinisation seront étudiés le plus efficacement sur des arbres de petite taille, cultivés en milieu contrôlé et sur lesquels on a pratiqué une induction florale.

Pertes de semences par avortement du cône, de l'ovule et de l'embryon

Chez la plupart des essences forestières, les pertes de cônes, fruits, ovules, embryons ou semences sont parfois très importantes, mais les causes restent souvent inconnues et elles ont été peu étudiées. Parmi celles possibles, mentionnons les incompatibilités aux stades de la pré- et de la

postfertilisation, la capacité naturelle de l'arbre à porter des cônes, des fruits ou des semences jusqu'à la maturité, la concurrence entre le développement végétatif et le développement reproducteur, enfin, les effets du milieu sur le développement des cônes, des fleurs, des fruits, des ovules, des embryons et des graines. Cette question mérite d'être étudiée et le serait le mieux sur des arbres de petite taille, cultivés en milieu contrôlé et sur lesquels on aurait pratiqué l'induction florale.

Conclusions

Une bonne part des techniques requises pour augmenter de façon importante la production des semences de beaucoup d'essences forestières, est désormais acquise. Il reste cependant de la recherche à effectuer pour raffiner ces techniques et assembler les informations de base au sujet du développement et de la physiologie des mécanismes reproducteurs.

La portée de tout problème excède souvent les moyens des laboratoires ou chercheurs isolés. Cependant, les aspects du développement, de la physiologie, de la biochimie et de l'écologie devraient être étudiés au moyen des techniques courantes. Pour cela, on utilise souvent des méthodes et de l'équipement complexes et spécialisés. Il faut donc encourager les études conjointes. A ce titre, les efforts réunis de Pharis, Ross, Webber et Owens sur l'induction des cônes dans l'ouest du Canada offrent un exemple de ce qu'on peut attendre de la collaboration en biochimie, en physiologie et en l'étude du développement de la reproduction des conifères. Il faut encourager la création d'autres groupes de recherche régionaux.

Les organismes participants doivent comprendre que la recherche sur la production des semences se fait à long terme et qu'elle nécessite la participation soutenue de ces organismes et des chercheurs. Les fonds sont dilapidés si la recherche est intermittente. La recherche terminée, les résultats devraient paraître dans des revues facilement accessibles de façon à éviter que des informations utiles ne soient perdues dans des rapports internes ou provisoires. Il y a lieu aussi de favoriser les transferts technologiques des chercheurs aux producteurs de semences.

REMERCIEMENTS

La rédaction de ce rapport a été subventionnée en vertu d'un marché du <<Programme de recherche par les universités en foresterie>> (PRUF), du Service canadien des forêts, Institut forestier national de Petawawa, Chalk River (Ontario). Nous tenons à remercier M. G.S. Puritch de Safer Chemical, Victoria (C.-B.) et M. S.D. Ross du ministère des Forêts de la Colombie-Britannique, qui nous ont donné accès à leurs collections de tirés à part, ainsi que M. H.O. Schooley et l'Institut forestier national de Petawawa qui nous a fourni des exemplaires d'un bon nombre d'articles. Nous tenons également à remercier S. Simpson pour sa participation au travail photographique et ses commentaires avisés sur le manuscrit, T. Gore pour son aide en photographie et O. Ceska pour le graphisme. Nous tenons à remercier l'équipe du département de biologie de l'Université de Victoria, notamment M. Hinton et S. McMillan pour la dactylographie et les fort nombreuses révisions.

RÉFÉRENCES

Adams, W.T. 1982. Clonal variation in pollen-related characteristics of Douglas-fir. Can. J. Forest Res. 12: 403-408.

Adams, W.T.; Joly, R.J. 1980. Allozyme studies in loblolly pine seed orchards: clonal variation and frequency of progeny due to self-fertilization. Silvae Genet. 29: 1-4.

Ager, A.A.; Guries, R.P. 1982. Barriers to interspecific hybridization in Ulmus americana. Euphytica 31: 909-920.

Ahlgren, C.E. 1957. Phenological observations of nineteen native tree species in Northern Minnesota. Ecology 38: 622-628.

Ahlgren, C.E. 1972. Some effects of inter- and intraspecific grafting on growth and flowering of five-needle pines. Silvae Genet. 21: 122-126.

Alam, M.T.; Grant, W.F. 1971. Pollen longevity in birch (Betula). Can. J. Bot. 49: 497-498.

Allen, G.S. 1946. Embryogeny and development of the apical meristems of Pseudotsuga. I. Fertilization and early embryogeny. Am. J. Bot. 33: 666-676.

Allen, G.S. 1963. Origin and development of the ovule in Douglas-fir. Forest Sci. 9: 386-393.

Allen, G.S.; Owens, J.N. 1972. The life history of Douglas-fir. Dep. Environ. Can., Can. Forest Serv. Ottawa. 139 p.

Allen, P.H.; Trousdell, K.B. 1961. Loblolly pine seed production in the Virginia - North Carolina coastal plain. J. For. 59: 187-190.

Allen, R.M. 1953. Release and fertilization stimulate longleaf pine cone crop. J. For. 51: 827.

Anderson, N.F.; Guard, A.T. 1964. A comparative study of the vegetative transitional and floral apex of Acer pseudoplatanus L. Phytomorphology 14: 500-508.

Andersson, E. 1965. Cone and seed studies in Norway spruce (Picea abies (L.) Karst.). Stud. For. Suec. 23: 1-214.

Andersson, E. 1980. Temperature-conditioned irregularities in pollen mother cells of Picea abies (L.) Karst. Hereditas 92: 27-35.

Anon. 1957a. Induction of flowering in Pinus radiata. Rep. For. Timb. Bur. Aust. 1956. 25 p.

Anon. 1957b. Douglas-fir cones increased in United States experiments. B.C. Lumberman 41: 16.

Argus, G.W. 1974. An experimental study of hybridization and pollination in Salix (willow). Can. J. Bot. 52: 1613-1619.

Asakawa, S.; Fujita, K. 1966. Studies on the management of seed stands. (I) The establishment of experimental seed stands of Pinus densiflora and Larix leptolepis and the results obtained for three years (1962 to 1964). Forest Exper. Stn., Meguro, Tokyo Bull. No. 184: 81-134.

Azniev, Ju. N. 1970. [Acceleration of the onset of sexual maturity of Pinus sylvestris under the influence of lupin]. Lesn. Z. 13: 165-167.

Bagnell, C.R., Jr. 1975. Species distinction among pollen grains of Abies, Picea, and Pinus in the rocky mountain area (A scanning electron microscope study). Rev. Paleobot. Paleon. 19: 203-220.

Baird, A.M. 1953. The life history of Callistris. Phytomorphology 3: 258-284.

Baradat, Ph. 1967. Études préliminaires sur la fructification de Douglas. Rev. For. Française 11: 698-713.

Barber, J.C.; Stewart, D.M. 1957. Vacuum storage of pollen proves feasible. Minn. Forestry Note No. 62. 2 p.

Barendse, G.W.M.; Rodriques Pereira, A.S.; Berkers, P.A.; Driessen, F.M.; Van Eyden-Emons, A.; Linskens, H.F. 1970. Growth hormones in pollen, styles and ovaries of Petunia hybrida and of Lilium species. Acta Bot. Néerl. 19: 175-186.

Barker, P.A.; Freeman, D.C.; Harper, K.T. 1982. Variation in the breeding system of Acer grandidentatum. Forest Sci. 28: 563-572.

Barner, H.; Christiansen, H. 1960. The formation of pollen, the pollination mechanism, and the determination of the most favorable time for controlled pollination in Larix. Silvae Genet. 9: 1-11.

Barnes, B.V. 1969. Effects of thinning and fertilizing on production of western white pine seed. USDA Forest Serv. Res. Paper No. INT-58. 14 p.

Barnes, R.L.; Bengston, G.W. 1968. Effects of fertilization, irrigation, and cover cropping on flowering and on nitrogen and soluble sugar composition of slash pine. Forest Sci. 14: 172-180.

Barnes, B.V.; Bingham, R.T. 1963. Flower induction and stimulation in western white pine. USDA Forest Serv. Res. Paper No. INT-2. 10 p.

Barnes, R.D.; Mullin, L.J. 1974. Flower phenology and productivity in clonal seed of Pinus patula, P. elliotti, P. taeda, and P. kesiya in Rhodesia. Rhodesia Forest Comm. Res. Div., Res. Pap. No. 3. 81 p.

Bassett, I.J.; Crompton, C.W.; Parmalee, J.A. 1978. An atlas of airborne pollen grains and common fungus spores of Canada. Can. Dep. Agric. Res. Branch, Monograph No. 18. 321 p.

Beers, W. 1974. Industry's analysis of operational problems and research in increasing cone and seed yields. Pages 86-96 in Kraus, J., ed. Seed yield from southern pine seed orchards. Ga. Forest Res. Council, Macon, Ga.

Beers, W.L., Jr.; Bivens, J.; Micha, J.E. 1981. Pollen collection. Pages 30-32 in Franklin, E.C. ed. Pollen management handbook. USDA Forest Serv. Agric. Handbook No. 587.

Beetle, A.A. 1974. Range survey in Teton County, Wyoming. Part 4: Quaking aspen. Wyoming Agr. Exper. Stn. Sci. Mono. 27: 2-28.

Beineke, W.F.; Masters, C.J. 1976. Controlled pollination in black walnut. Pages 66-72 in Proc. Tenth Central States Forest Tree Improv. Conf.

Bell, H.K.; Childers, N.F. 1954. Peach nutrition. In Childers, N.F., ed. Mineral nutrition of fruit crops. Hort. Publ., Rutgers Univ., New Brunswick, N.J.

Bengston, G.W. 1969. Growth and flowering of clones of slash pine under intensive culture: early results. USDA Forest Serv. Res. Paper No. SE-46, 9 p.

Benoit, L.F.; Skelly, J.M.; Moore, L.D. 1983. The influence of ozone on Pinus strobus L. pollen germination. Can. J. Forest Res. 13: 184-187.

Bergman, F.; Kardell, L. 1975. [An experiment in flower induction in Pinus sylvestris.] Foreningen skogstradsforadling Institutet for skogsforbattring arsbok. p. 79-94.

Berlyn, G.P. 1962. Developmental patterns in pine polyembryony. Am. J. Bot. 49: 327-333.

Bernier, G. 1971. Structural and metabolic changes in the shoot apex in transition to flowering. Can. J. Bot. 49: 803-819.

Bhatnagar, S.P.; Johri, B.M. 1972. Development of angiosperm seeds. Pages 77-149 in Kozlowski, T.T., ed. Seed biology. Vol. I. Academic Press, New York.

Bilan, M.V. 1960. Stimulation of cone and seed production in pole-size loblolly pine. Forest Sci. 6: 207-220.

Binder, W.D.; Ballantyne, D.J. 1975. The respiration and fertility to Pseudotsuga menziesii (Douglas-fir) pollen. Can. J. Bot. 53: 819-823.

Binder, W.D.; Mitchell, G.M.; Ballantyne, D.J. 1974. Pollen viability, testing, storage, and related physiology. Review of the literature with emphasis on gymnosperm pollen. Dep. Environ., Can. Forest Serv., Pacific Forest Res. Centre Rep. BC-X-105. 37 p.

Bingham, R.T.: Wise, K.C. 1968. Western white pine cones pollinated with 1- to 3-year-old pollen gives good seed yields. USDA Forest Serv. Res. Note No. INT-81. 3 p.

Bingham, R.T.; Hoff, R.J.; Steinhoff, R.J. 1971. Genetics of western white pine. USDA Forest Serv. Res. Paper WO-12.

Bingham, W.E.; Krugman, S.L.; Estermann, E.F. 1964. Acrylamide electrophoresis of pine pollen proteins. Nature 202: 923-924.

Bleymuller, H. 1976. Investigations on the dependence of flowering in Norway spruce (Picea abies (L.) Karst) upon age. Acta Hort. 56: 169-172.

Bleymuller, H. 1978. Versuche mit Fichtenpfropflingen zur Blühinduktion durch Wirkstoffbehandlung. Silvae Genet. 27: 117-122.

Bonnet-Masimbert, M. 1971. Induction florale précoce chez Cupressus arizonica et Chamaecyparis lawsoniana. Silvae Génét. 20: 53-100.

Bonnet-Masimbert, M. 1982. Effect of growth regulators, girdling, and mulching on flowering of young European and Japanese larches under field conditions. Can. J. Forest Res. 12: 270-279.

Bonnet-Masimbert, M.; Delanzy, P.; Chanteloup, G.; Coupaye, J. 1982. Influence de l'état d'activité des racines sur la floraison induite par des gibbérellines 4 et 7 chez Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco. Silvae Génét. 31: 178-183.

Bower, D.R.; Smith, J.L. 1961. Partial girdling multiplies shortleaf cones. USDA Forest Service, Southern Forest Exper. Stn. Forestry Note No. 132.

Boyer, W.D. 1973. Air temperature, heat sums, and pollen shedding phenology of longleaf pine. Ecology 54: 420-426.

Boyer, W.D. 1978. Heat accumulation: an easy way to anticipate the flowering of southern pines. J. For. 76: 20-23.

Boyer, W.D. 1981. Pollen production and dispersal as affected by seasonal temperature and rainfall patterns. Pages 2-9 in Franklin, E.C., ed. Pollen management handbook. USDA Forest Serv. Agric. Handbook 587.

Boyer, W.D.; Woods, F.W. 1973. Date of pollen shedding by longleaf-pine advanced by increased temperatures at strobili. Forest Sci. 19: 315-318.

Bramlett, D.L. 1972. Cone crop development records for six years in shortleaf pine. Forest Sci. 18: 31-33.

Bramlett, D.L. 1973. Pollen phenology and dispersal pattern for shortleaf pine in the Virginia Piedmont. USDA Forest Serv. Res. Paper No. SE-104. 7 p.

Bramlett, D.L. 1981. Effectiveness of wind pollination in seed orchards. Pages 10-14 in Franklin, E.C., ed. Pollen management handbook. USDA Forest Serv. Agric. Handbook No. 587.

Bramlett, D.L.; Belanger, R.P. 1976. Fertilizer and phenotypic selection increase growth and flowering of young Virginia pine. Forest Sci. 22: 461-467.

Bramlett, D.L.; O'Gwynn, C.H. 1981. Controlled pollination. Pages 44-51 in Franklin, E.C., ed. Pollen management handbook. USDA Forest Serv. Agric. Handbook No. 587.

Bramlett, D.L.; Belcher, E.W.; DeBarr, G.L.; Hartel, G.D.; Karrfalt, R.P.; Lantz, C.W.; Miller, T.; Ware, K.D.; Yates, H.O. 1977. Cone analysis of southern pines. A guidebook. USDA Forest Serv. Gen. Tech. Rep. No. SE-13. 28 p.

Brazeau, M.; Veilleux, J.M. 1976. Bibliographie annotée sur les effets de la fertilization sur la production de cones et de semences. Québec, Ministère des Terres et Forêts, Service de la recherche, Mémoire 25. 26 p.

Bridgwater, F.E.; Trew, I.F. 1981. Supplemental mass pollination. Pages 52-57 in Franklin, E.C., ed. Pollen management handbook. USDA Forest Serv. Agric. Handbook No. 587.

Brinkman, K.A. 1962. Fertilizers increase seed production of shortleaf pine in Missouri. Tree Planter's Notes 53: 18-19.

Brix, H.; Portlock, F.T. 1982. Flowering response of western hemlock seedlings to gibberellin and water stress treatments. Can. J. Forest Res. 12: 76-82.

Bróndo, P. 1970. Flowering of forest trees. Transl. For. Comm., Lond. No. 434, 1-11. Transl. by Gombrich, L. from Tidsskr. Skogbr. 1968. 76: 179-190.

Brown, I.R. 1970. Premature cone loss in grafted clones of Scots pine. In Sexual reproduction of forest trees. Vol. I. 15 p. Finnish Forest Res. Inst., Helsinki.

Brown, I.R. 1971. Flowering and seed production in grafted clones of Scots pine. Silvae Genet. 20: 121-132.

Brown, I.R. 1973. Factors affecting the yield from Scots pine seed orchards. Scot. For. 27: 296-307.

Brune, A. 1973. Physiology of flowering in Cupressus arizonica Greene seedlings. Ph.D. Dissertation Univ. of Florida, Gainesville, Fla. 64 p.

Bryndum, K.; Wedegaert, T. 1969. Pollination of teak. Silvae Genet. 18: 77-80.

Buchholz, J.T. 1926. Origins of cleavage polyembryony in conifers. Bot. Gaz. 81: 55-71.

Buchholz, J.T. 1929. The embryogeny of the conifers. Pages 359-392 in Proc. Fourth Internat. Bot. Congr.

Buchholz, J.T. 1931. The pine embryo and the embryos of related genera. Trans. Ill. Acad. Sci. 23: 117-125.

Buchholz, J.T. 1939a. The morphology and embryogeny of Sequoia gigantea. Am. J. Bot. 26: 93-101.

Buchholz, J.T. 1939b. The embryogeny of Sequoia sempervirens with a comparison of the Sequoias. Am. J. Bot. 26: 248-257.

Buchholz, J.T. 1941. Embryogeny of the Podocarpaceae. Bot. Gaz. 103: 1-37.

Buchholz, J.T. 1944. The cause of sterility in cross-pollinations between certain species of pines. Am. J. Bot. 31: Suppl. 2S.

Buchholz, J.T. 1946. Volumetric studies of seeds, endosperms, and embryos in Pinus ponderosa during embryonic differentiation. Bot. Gaz. 108: 232-244.

Buchholz, J.T. 1950. Embryology of gymnosperms. Pages 375-376 in Proc. Seventh Internat. Bot. Congr., Stockholm.

Buell, M.F. 1947. Mass dissemination of pine pollen. J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 63: 163-167.

Burdon, R.D.; Low, C.B. 1973. Seed production of Pinus radiata clones on four different sites. N.Z.J. For. Sci. 3: 211-219.

Cade, S.C.; Hsin, L.Y. 1977. Girdling: its effect on seed-cone bud production, seed yield, and seed quality in Douglas-fir. For. Res. Tech. Rep. Seed Orchard Res. W.042-3303/77/23., Weyerhauser Corp. 9 p.

Cade, S.C.; Jackson, K. 1976. Cone bud production of potted Douglas-fir grafts as influenced by cultural practices. For. Res. Tech. Rep., Weyerhauser Corp. 27 p.

Caesar, J.C.; MacDonald, A.D. 1983. Shoot development in Betula papyrifera. II. Comparison of vegetative and reproductive short-shoot growth. Can. J. Bc'. 61: 3066-3071.

Callaham, R.Z.; Steinhoff, R.J. 1966. Pine pollens frozen five years produce seed. USDA Forest Serv. Res. Paper No. NC-6: 94-101.

Camefort, H. 1968. Sur l'organisation du néocytoplasme dans les proembryons tetranuclées du Larix decidua Mi'l. (Larix europea D.C.) et l'origine des mitochondries et des plastes de l'embryon chez cette espèce. C.R. Acad. Sc. Paris Série D. 266: 88-91.

Camefort, H. 1969. Fécondation et proembryogénèse chez les Abiétacées (notion de néocytoplasme). Rev. Cytol. Biol. Végét. 32: 253-271.

Camefort, H. 1978. Évolution des structures cytoplasmiques au cours de la gamétogénèse male chez le Picea asperata. Soc. Bot. Fr. Act. Bot. No. 1-2: 109-113.

Carlson, M.; Hsin, L. 1976. Comparative effectiveness of two controlled pollination techniques in Douglas-fir. For. Res. Tech. Rep. 50-3201/76/19. Weyerhauser Corp.

Carson, M.J.; Sweet, G.B.; Hong, S.O. 1977. Gibberellin-induced effects on initiation and development of long shoot primordia on some seed orchard grafts. N.Z. For. Serv., Tree Imp. Internal. Rep. No. 133. 12 p.

Cayford, J.H.; Jarvis, J.M. 1967. Fertilizing with ammonium nitrate improves red pine seed production. J. For. 65: 402-403.

Cecich, R.A. 1981. Applied gibberellin $A_{4/7}$ increases ovulate strobili production in accelerated growth jack pine seedlings. Can. J. Forest Res. 11: 580-585.

Cecich, R.A. 1983. Flowering in a jack pine seedling seed orchard increased by spraying with gibberellin $A_{4/7}$. Can. J. Forest Res. 13: 1056-1062.

Cecich, R.A. 1984. The histochemistry and ultratructure of jack pine microsporangia during the winter. Am. J. Bot. 71: 851-864.

Chailakhyan, M.H. 1936a. [On the mechanism of plant development.] C.R. (Doklady) Acad. Sci. U.R.S.S. 10: 89-93.

Chailakhyan, M.H. 1936b. [On the hormonal theory of plant development.] C.R. (Doklady) Acad. Sci. U.R.S.S. 12: 443-447.

Chailakhyan, M.H. 1936c. [New facts in support of the hormonal theory of plant development.] C.R. (Doklady) Acad. Sci. U.R.S.S. 13: 79-83.

Chailakhyan, M.H. 1937. [Concerning the hormonal nature of plant development processes.] C.R. (Doklady) Acad. Sci. U.R.S.S. 16: 227-230.

Chailakhyan, M.Kh. 1961. Effect of gibberellins and derivatives of nucleic acid metabolism on plant growth and flowering. Pages 531-542 in Proc. Fourth Internat. Conf. Plant Growth Regulators. Iowa State Univ. Press., Ames, Iowa.

Chailakhyan, M.Kh. 1968. Flowering hormones of plants. Pages 1317-1340 in Wightman, E.F.; Setterfield, G.S., eds. Biochemistry and physiology of plant growth substances. Runge Press, Ottawa.

Chalupka, W. 1978. Effect of growth regulators on the flowering of Scots pine (Pinus sylvestris L.) grafts. Silvae Genet. 27: 62-65.

Chalupka, W. 1979. Effect of growth regulators on flowering of Norway spruce (Picea abies (L.) Karst) grafts. Silvae Genet. 28: 125-127.

Chalupka, W. 1980. Regulation of flowering in Scots pine (Pinus sylvestris L.) grafts by gibberellins. Silvae Genet. 29: 118-121.

Chalupka, W. 1981. Influence of growth regulators and polyethylene covers on flowering of Scots pine and Norway spruce grafts. Silvae Genet. 30: 142-146.

Chalupka, W.; Giertych, M. 1977. The effect of polyethylene covers on the flowering of Norway spruce (Picea abies (L.) Karst) grafts. Arboretum Kornickie 22: 185-192.

Chamberlain, C.J. 1935. Gymnosperms: structure and evolution. University of Chicago Press, Chicago. (Reprint, 1966. Dover Pub. Inc. N.J.). 484 p.

Chandler, C.; Mavrodineanu, S. 1965. Meiosis in Larix laricina Koch. Contr. Boyce Thompson Int. 23: 67-75.

Chandler, R.F., Jr. 1938. The influence of nitrogenous fertilizer applications upon seed production of certain deciduous forest trees. J. For. 36: 761-766.

Charnov, E.L. 1979. Simultaneous hermaphroditism and sexual selection. Proc. Nat. Acad. Sci. (USA) 76: 2480-2484.

Chen, T.H. 1981. [Testing of germinating capacity of tree pollens with TTC]. J. Nanjing Tech. Coll. For. Prod. No. 4: 116-119.

Chen, T.K.; Wang, F.H. 1978. Embryogeny of Pseudotaxus chienii in relation to its taxonomic position. Acta Bot. Sin. 16: 1-10.

Chesnoy, L. 1969. Sur la participation du gamète male à la constitution du cytoplasme de l'embryon chez le Biota orientalis Endl. Rev. Cytol. Biol. Végét. 32: 273-294.

Chesnoy, L. 1973. Sur l'origine paternelle des organites du proembryon du Chamaecyparis lawsoniana A. Murr. (Cupressacées) Caryologia 25. Suppl.: 223-232.

Chesnoy, L. 1977. Étude cytologique des gamètes, de la fécondation et de la proembryogenèse chez le Biota orientalis Endl. III. Fécondation et proembryogenèse; transmission du cytoplasme du gamète male au proembryon. Rev. Cytol. Biol. Végét. 40: 293-396.

Chesnoy, L.; Thomas, M.J. 1971. Electron microscopy studies on gametogenesis and fertilization in gymnosperms. Phytomorphology 21: 50-63.

Ching, K.K. 1969. Pollen and seed: a good linkage for reforestation. Pages 19-21 in Herman, R.K., ed. Symp. Proc. Regeneration of ponderosa pine. Oregon State Univ., Sch. For., Corvallis, Ore.

Ching, T.M.; Ching, K.K. 1962. Physical and physiological changes in maturing Douglas-fir cones and seed. Forest Sci. 8: 21-31.

Ching, T.M.; Ching, K.K. 1964. Freeze-drying pine pollen. Plant Physiol. 39: 705-708.

Ching, T.M.; Ching, K.K. 1972. Content of adenosine phosphates and adenylate energy charge in germinating ponderosa pine seedlings. Plant Physiol. 50: 536-540.

Ching, T.M.; Ching, K.K. 1976. Rapid viability tests and aging study of some coniferous pollen. Can. J. Forest Res. 6: 516-522.

Ching, T.M.; Ranzoni, M.W.; Ching, K.K. 1975. ATP content and pollen germinability of some conifers. Plant Sci. Letters. 4: 331-333.

Chira, E. 1963. [A rapid method for determining the germinating qualities of pollen in some species of Pinus]. Biologie 18: 390-395.

Chira, E.; Berta, F. 1965. Eine der Ursachen der Nichtkreuzungsfahigkeit von Artun aus der Gattung Pinus. Biologia (Bratislava) 20: 600-609.

Chira, E.; Berta, F. 1978/79. [Sugars in the pollen of some coniferous species]. Acta Dendrobiologica No. 1/2: 335, 337-359.

Christiansen, H. 1960. On the effect of low temperature on meiosis and pollen fertility in Larix decidua Mill. Silvae Genet. 9: 72-78.

Christiansen, H. 1969. On the pollen grain and fertilization mechanism of Pseudotsuga menziesii (Mirb. et Franco) var. viridis Schwer. Silvae Genet. 18: 97-107.

Chung, M.S. 1981. Flowering characteristics of Pinus sylvestris L. with special emphasis on the reproductive adaptation to local temperature factor. Acta Forest. Fenn. 169: 1-69.

Clausen, K.E. 1973a. The effect of pollen irradiation on reproductive capacity, seedling growth, and variation of Betula nigra. I. Seed yield, germination, and germinant abnormalities. Rad. Bot. 13: 47-54.

Clausen, K.E. 1973b. The effect of pollen irradiation on reproductive capacity, seedling growth, and variation of Betula nigra. II. Seedling growth and induced variation. Rad. Bot. 13: 259-268.

Coffen, D.O.; Bordelon, M.A. 1981. Stem breakage effect on cone and pollen production in Pinus monticola (Dougl.). USDA Forest Serv. Res. Note No. INT-312. 6 p.

Colangeli, A.; Owens, J.N. 1984. Pollination mechanism in western hemlock. Page 20 in Genetic Gain: Incorporation and Implications for Forestry. Proc. West. For. Gen. Ass. 1984 Annual Meeting.

Coleman, W.K.; Thorpe, T.A. 1978. In vitro culture of western red cedar (Thuja plicata). II. Induction of male strobili from vegetative shoot tips. Can. J. Bot. 56: 557-564.

Colwell, R.N. 1951. The use of radioactive isotopes in determining spore distribution patterns. Am. J. Bot. 38: 511-523.

Conrad, A.H. 1900. A contribution to the life history of Quercus. Bot. Gaz. 29: 408-418.

Cook, S.A.; Stanley, R.G. 1960. Tetrazolium chloride as an indicator of pine pollen germinability. Silvae Genet. 9: 134-136.

Cooley, J.H. 1970. Thinning and fertilizing red pine to increase growth and cone production. USDA Forest Serv. Res. Paper No. NC-42. 8 p.

Copes, D.L. 1973. Effect of annual leader pruning on cone production and crown development of grafted Douglas-fir. Silvae Genet. 22: 167-173.

Courtot, Y.; Baillaud, L. 1955. Sur la répartition des sexes chez un Chamaecyparis. Ann. Sci. Univ. Besançon, 2° Sér. Bot. 6: 75-81.

Coutts, M.P.; Bowen, M.R. 1973. Flowering and seed production. British Forestry Comm. Ann. Rep. For. Res. p. 89-93.

Cram, W.H.; Lindquist, C.H. 1984. Pollen viability studies for Picea pungens. For. Chron. 60: 93-95.

Cresti, M.; Pacini, E.; Ciampolini, F.; Sarafatti, G. 1977. Germination and early tube development in vitro of Lycopersicum peruvianum pollen: ultra-structural features. Planta 136: 209-247.

Crété, P. 1963. Embryo. Pages 171-220 in Maheshwari, P., ed. Recent advances in the embryology of Angiosperms. Catholic Press, Ranchi, India.

Crocker, T.C., Jr. 1964. Fruitfulness of longleaf trees more important than culture in cone yield. J. For. 62: 822-823.

Crocker, T.C., Jr. 1973. Longleaf pine cone production in relation to site index, stand age, and stand density. USDA Forest Serv. Res. Note No. SO-156.

Cumming, W.C.; Righter, R.I. 1948. Methods used to control pollination of pines in the Sierra Nevada of California. USDA Forest Serv., Cir. No. 792. 18 p.

Curtis, J.D.; Popham, R.A. 1972. The developmental anatomy of long-branch terminal buds of Pinus banksiana. Am. J. Bot. 59: 194-202.

Dallimore, W.; Jackson, A.B. 1966. A handbook of Coniferae and Ginkgoaceae. Revised by Harrison, S.G. St. Martin's Press. N.Y. 729 p.

Daniels, J.D. 1978. Efficacy of supplemental mass-pollination in a Douglas-fir seed orchard. Silvae Genet. 27: 52-58.

Daubenmire, R. 1960. A seven-year study of cone production as related to xylem layers and temperature in Pinus ponderosa. Am. Mid. Nat. 64: 187-193.

Davis, G.L. 1966. Systematic Embryology of the Angiosperms. Wiley, New York. 528 p.

Debazac, E.F. 1965. Morphogenèse et sexualité chez les Pinacées. Acad. Soc. Lorraine Sci., Bull. 5: 212-228.

DeJong, P.C. 1976. [Flowering and sex expression in Acer L.] Mededelingen Lanbouwhogeschool Wageningen, Netherlands.

Dempsey, W.H. 1962. Pollen tube growth in vivo as a measure of pollen viability. Science 138: 436-437.

Dewers, R.S.; Moehring, D.M. 1970. Effect of soil water stress on initiation of ovulate primordia in loblolly pine. Forest Sci. 16: 219-221.

Dhawan, A.K.; Malik, C.P. 1981. Effect of growth regulators and light on pollen germination and pollen tube growth in Pinus roxburghii Sarg. Ann. Bot. 47: 239-248.

Dhir, K.K; Chark, K.S.; Khurana, D.K.; Dua, I.S. 1982. Changes in the protein bands in pollen grains of Populus ciliata during storage and its effect on their viability and germination. Silvae Genet. 31: 6-8.

Diaz Luna, C.L. 1977. [Morphological anomalies in pollen grains of Picea pinceana.] Bull. Soc. Bot. Mexico 36: 3-11.

Dickinson, H.G. 1971. The role played by sporopollenin in the development of pollen in Pinus banksiana. Pages 31-67 in Brooks, J. et al., eds. Sporopollenin. Academic Press, Toronto.

Dickinson, H.G. 1976. Common factors in exine deposition. Pages 67-90 in Ferguson, I.K; Muller, J., eds. The evolutionary significance of exine. Linnaean Soc., London.

Dickinson, H.G.; Bell, P.R. 1970. The development of the sacci during pollen formation in Pinus banksiana. Grana 10: 101-108.

Dickinson, H.G.; Bell, P.R. 1976. Development of the tapetum in Pinus banksiana preceding sporogenesis. Ann. Bot. 40: 103-113.

Dickmann, D.I.; Kozlowski, T.T. 1968. Mobilization by Pinus resinosa cones and shoots of ^{14}C photosynthate from needles of different ages. Am. J. Bot. 55: 900-906.

Dickmann, D.I.; Kozlowski, T.T. 1969a. Seasonal variations in reserve and structural components of Pinus resinosa cones. Am. J. Bot. 56: 515-520.

Dickmann, D.I.; Kozlowski, T.T. 1969b. Seasonal changes in the macro- and micro-nutrient composition of ovulate strobili and seeds of Pinus resinosa. Can. J. Bot. 47: 1547-1554.

Dickmann, D.I.; Kozlowski, T.T. 1970. Mobilization and incorporation of photo-assimilated ^{14}C by growing vegetative and reproductive tissues of adult Pinus resinosa Ait. trees. Plant Physiol. 45: 284-288.

Dillon, E.S.; Zobel, B.J. 1975. A simple test for viability of pine pollen. J. For. 55: 21-32.

Doak, C.C. 1935. Evolution of foliar types, dwarf shoots, and cone scales of Pinus. Biol. Monogr. 13: 1-106.

Dogra, P.D. 1964. Pollination mechanisms in gymnosperms. Pages 142-175 in Advances in Palynology. Ann. Rep. Nat. Bot. Gard., Lucknow., India.

Dogra, P.D. 1967. Seed sterility and disturbances in embryogeny in conifers with particular reference to seed testing and tree breeding in Pinaceae. Stud. For. Suec. 45: 95 p.

Dorman, K.W. 1976. The genetics and breeding of southern pines. USDA Forest Serv. Agric. Handbook 471.

Doyle, J. 1945. Developmental lines in pollination mechanisms in the Coniferales. Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. 24: 43-62.

Doyle, J. 1954. Development in Podocarpus nivalis in relation to other podocarps. III. General conclusions. Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. 26: 347-377.

Doyle, J. 1957. Aspects and problems of conifer embryology. Advan. Sci. London 14: 120-130.

Doyle, J.; Brennan, M. 1971. Cleavage pollyembryony in conifers and taxads - a survey. I. Podocarps, taxads, and taxodioids. Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. 4A: 57-88.

Doyle, J.; O'Leary, M. 1935. Pollination in Pinus. Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. 21: 181-190.

Duff, G.H.; Nolan, N.J. 1958. Growth and morphogenesis in the Canadian forest species. III. The time scale of morphogenesis at the stem apex of Pinus resinosa Ait. Can. J. Bot. 36: 687-706.

Duffield, J.W. 1954. Studies of extraction, storage, and testing of pine pollen. Silvae Genet. 3: 39-45.

Duffield, J.W.; Callaham, R.Z. 1959. Deep-freezing pine pollen. Silvae Genet. 8: 22-24.

Duhoux, E. 1972a. Évolution structurale de la paroi du grain de pollen du Juniperus communis L. (Cupressacées), cultivé in vitro, au cours de la phase d'hydratation. C.R. Acad. Sc. Paris. Série D. 274: 2767-2770.

Duhoux, E. 1972b. Formation de la paroi du tube pollinique au cours de la germination du pollen chez le Juniperus communis L., cultivé in vitro. C.R. Acad. Sc. Paris. Série D. 274: 3238-3241.

Dunberg, A.R. 1976. Changes in gibberellin-like substances and indole-3-acetic acid in Picea abies during the period of shoot elongation. Physiol. Plant. 38: 186-190.

Dunberg, A.R. 1977. Juvenility, maturation, aging, and rejuvenation in woody plants. Pages 55-64 in Vegetative propagation of forest trees, Physiology and practice. Upssala, Sweden.

Dunberg, A.R. 1979. Flower induction in Norway spruce. Pages 139-157 in IUFRO Norway Spruce Meeting S.2.03.11 - S.2.02.11. Bucharest 1979.

Dunberg, A.R. 1980. Stimulation of flowering in Picea abies by gibberellins. Silvae Genet. 29: 51-53.

Dunberg, A.R.; Oden, P. 1983. Gibberellins and conifers. Pages 221-296 in Crozier, A., ed. The biochemistry and physiology of gibberellins. Vol. 2. Praeger, N.Y.

Durzan, D.J.; Campbell, R.A. 1979. Red light inhibits female cone production in white spruce trees. Pages 57-62 in Bonner, F., ed. Proc. Symp. Flowering and seed development in trees. IUFRO., 1978. Miss. State Univ., USDA Forest Serv. Southern Forest Exper. Stn.

Durzan, D.J.; Campbell, R.A.; Wilson, A. 1979. Inhibition of female cone production in white spruce by red light treatment during night under field conditions. Env. Exp. Bot. 19: 133-144.

Eames, A.J. 1913. The morphology of Agathis australis. Ann. Bot. 27: 1-36.

Ebell, L.F. 1962. Growth and cone production responses of Douglas-fir to chemical fertilization. Can. Dep. For., Pacific Forest Res. Centre. Rep. on Project B.C. 1, 1-41.

Ebell, L.F. 1967a. Physiology of flowering and cone production in Douglas-fir, 1965-66. Pages 33-34 in Proc. Tenth Mgt. Comm. For. Tree Breeding in Can. Part 2. Dep. For. Rural Devel. Can. Forestry Branch.

Ebell, L.F. 1967b. Cone production induced by drought in potted Douglas-fir. Can. Forest Serv., Bi-mon. Res. Notes 23: 26-27.

Ebell, L.F. 1970. Physiology and biochemistry of flowering of Douglas-fir. In Proc. Sexual Reproduction of Forest Trees. IUFRO Sect. 22., Working Group Mtg. Finland.

Ebell, L.F. 1971. Girdling: its effect on carbohydrate status and on reproductive bud and cone development of Douglas-fir. Can. J. Bot. 49: 453-466.

Ebell, L.F. 1972a. Cone induction response of Douglas-fir to form of nitrogen fertilizer and time of treatment. Can. J. Forest Res. 2: 317-326.

Ebell, L.F. 1972b. Cone production and stem growth response of Douglas-fir to rate and frequency of nitrogen fertilization. Can. J. Forest Res. 2: 327-338.

Ebell, L.F.; McMullan, E.E. 1970. Nitrogenous substances associated with differential cone production responses of Douglas-fir to ammonium and nitrate fertilization. Can. J. Bot. 48: 2169-2177.

Ebell, L.F.; Schmidt, R.L. 1964. Meteorological factors affecting conifer pollen dispersal on Vancouver Island. Can. Dep. For. Publ. 1036, 28 p.

Echols, R.M.; Mergen, F. 1956. Germination of slash pine (P. elliottii) pollen in vitro. Forest Sci. 2: 321-327.

Eckert, R.L.; Eckert, B.S. 1984. A procedure for the study of immunochemical properties of megagametophyte tissue of Pinus strobus L. Can. J. Forest Res. 14: 142-145.

Ehrenberg, C.E. 1960. Studies on the longevity of stored pine pollen. Medd. Stat. SkogsForskn-Inst. 49: 1-31.

Eis, S. 1967. Cone crops of white and black spruce are predictable. For. Chron. 43: 247-252.

Eis, S. 1973. Cone production of Douglas-fir and grand fir and its climatic requirements. Can. J. Forest Res. 3: 61-70.

Eis, S.; Craigdallie, D. 1981. Reproduction of conifers. A handbook for cone crops assessment. Environ. Can., Can. Forest Serv., Pacific Forest Res. Centre, Rep. BC-X-219. 9 p.

Ekberg, I.; Eriksson, G. 1967. Development and fertility of pollen in three species of Larix. Hereditas 57: 303-311.

Ekberg, I.; Eriksson, G.; Kartel, N.; Sulikova, Z. 1967. The meiotic development in male aspen. Stud. For. Suec. 58: 3-16.

Eldridge, K.G. 1966. A seed production experiment with Pinus radiata. Aust. For. 30: 43-50.

Enescu, V.; Giurgiu, V. 1968. Results in an experiment to stimulate seed production in Pinus sylvestris. Rev. Padurilor 83: 109-112.

Enescu, V.; Popescu, G.; Contescu, L. 1978. Blossoming artificially induced in a clonal orchard by Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco. Page 1071 in Proc. Third World Consult. For. Tree Breeding. CSIRO Canberra Australia. 1977. FAO/IUFRO. Rep. FO-FTB-77-4/28.

Erickson, E.H.; Buchmann, S.L. 1983. Electrostatics and pollination. Pages 173-186 in Jones, C.E.; Little, R.J., eds. Handbook of experimental pollination biology. Scientific and Academic Editions, Toronto.

Eriksson, G. 1968a. Meiosis and pollen formation in Larix. Roy. Coll. For., Stockholm. 18 p.

Eriksson, G. 1968b. Temperature response of pollen mother cells in Larix and its importance for pollen formation. Stud. For. Suec. 63: 1-131.

Eriksson, G. 1970. Low-temperature induced irregularities in pollen mother cells of Larix leptolepis. Stud. For. Suec. 85. 14 p.

Eriksson, G.; Ekberg, I.; Ehrenberg, L.; Bevalacqua, B. 1966. Genetic changes induced by semiacute γ-irradiation of pollen mother cells in Larix leptolepis (Sieb. et Zucc.) Gord. Hereditas 55: 213-226.

Eriksson, G.; Ekberg, I.; Jonsson, A. 1970a. Meiotic investigations in pollen mother cells of Norway spruce cultivated in a plastic greenhouse. Hereditas 66: 1-20.

Eriksson, G.; Ekberg, I.; Jonsson, A. 1970b. Further studies on meiosis and pollen formation. Stud. For. Suec. 87: 1-65.

Eriksson, G.; Lindgren, K.; Werner, M. 1975. Granens blomningsbiologi ett hinder för en rationell skogstradsfordling? Sveriges Skogsliardsforb. Tidskr. 73: 413-426.

Esau, K. 1965. Plant Anatomy. 2nd Ed. John Wiley and Sons. New York. 767 p.

Evans, L.T., ed. 1969a. The induction of flowering. MacMillan and Co., Melbourne. 488 p.

Evans, L.T. 1969b. The nature of flower induction. Pages 457-480 in Evans, L.T., ed. The induction of flowering. MacMillan and Co., Melbourne.

Evans, L.T. 1971. Flower induction and the florigen concept. Ann. Rev. Plant Physiol. 22: 365-394.

Faegri, K.; Van Der Pijl, L. 1979. The principles of pollination ecology (3rd rev. ed.). Pergamon, Oxford. 248 p.

Farmer, R.E. 1964. Cottonwood flowering as related to cold requirements of flower buds. Forest Sci. 10: 296-299.

Farmer, R.E., Jr.; Pitcher, J.A. 1981. Pollen handling for Southern hardwoods. Pages 77-83 in Franklin, E.C., ed. Pollen management handbook. USDA Forest Serv./Agric. Handbook 587.

Faulkner, R. 1966. A review of flower induction experiments and trials. 1948-63. British Forestry Comm. Ann. Rep. Forest Res. p. 207-219.

Favre-Duchartre, M. 1956. Contribution à l'étude de la reproduction chez Ginkgo biloba. Rev. Cytol. Biol. Végét. 17: 1-218.

Favre-Duchartre, M. 1958a. Ginkgo, an oviparous plant. Phytomorphology 8: 377-390.

Favre-Duchartre, M. 1962. A method of representation of vegetative biological cycles applied to Ginkgo, Araucaria, Taxus, Cephalotaxus, and Ephedra. Silvae Genet. 1: 1-28.

Fechner, G.H. 1979. The biology of flowering and fertilization. Pages 1-24 in Bonner, F., ed. Proc. Symp. Flowering and Seed Development in Trees. IUFRO Mtg. 1978. Miss. State Univ. USDA Forest Serv. Southern Forest Exper. Stn.

Felker, F.C.; Robitaille, H.A.; Hess, F.D. 1983. Morphological and ultrastructural development and starch accumulation during chilling of sour cherry buds. Am. J. Bot. 70: 376-386.

Ferguson, M.C. 1904. Contributions to the knowledge of the life history of Pinus with special reference to sporogenesis, the development of the gametophytes, and fertilization. Proc. Wash. Acad. Sci. 6: 1-153.

Fielding, J.M. 1960. Branching and flowering characteristics of Monterey pine. Aust. For. Timber Bur. Bull. 37. 59 p.

Florence, R.G. 1964. A comparative sutdy of lowering and seed production in six blackbutt (Eucalyptus pilularis Sm.) forest stands. Aust. For. 28: 23-33.

Florence, R.G.; McWilliam, J.R. 1956. The influence of spacing on seed production. Z. Forstgenetik 5: 97-102.

Fober, H. 1976. Relation between climatic factors and Scots pine (Pinus sylvestris L.) cone crops in Poland. Arboretum Kornickie 21: 367-374.

Forbes, D.C. 1971. Loss of shortleaf pine flowers under natural conditions - a probable explanation for high losses in controlled pollinations. Tree Planters' Notes 22: 30.

Forbes, D.C. 1973. Problems and techniques associated with natural and controlled pollination of black cherry (Prunus serotina Ehrh.) Page 475 in Proc. 20th Northeast Forest Tree Improv. Conf.

Forshell, C.P. 1974. Seed development after self-pollination and cross-pollination of Scots pine, Pinus sylvestris L. Stud. For. Suec. 118: 1-36.

Foster, A.S.; Gifford, E.M., Jr. 1974. Comparative morphology of vascular plants. 2nd Ed. W.H. Freeman and Company, San Francisco. 751 p.

Foster, G.S.; Bridgwater, F. 1979. Viability tests to evaluate pollen reliability in loblolly pine controlled pollinations. Forest Sci. 25: 270-274.

Fowells, H.A. (compiler). 1965. Silvics of forest trees of the United States. USDA Forest Serv. Agric. Handbook No. 271. 762 p.

Francini, E. 1958. Ecologie comparata di Pinus halepensis Ill., Pinus pinaster Sol. e Pinus pinea L. sulla base del comportamento del gametofito femminile. Acad. Italiana Sci. For. 7: 107-172.

Franklin, E.C. 1971. Pollen management in southern seed orchards. Pages 218-223 in Proc. 11th Southern Forest Tree Imp. Conf. Atlanta, Ga.

Franklin, E.C. 1981. Genetic mutants as pollen markers. Pages 58-61 in Franklin, E.C., ed. Pollen management handbook. USDA Forest Serv. Agric. Handbook No. 587.

Franklin, J.F.; Ritchie, G.A. 1970. Phenology of cone and shoot development of Noble fir and some associated true firs. Forest Sci. 16: 356-364.

Fraser, D.A. 1958. The relation of environmental factors to flowering in spruce. Pages 629-642 in Thimann, K.V., ed. The Physiology of Forest Trees. Ronald Press Co. N.Y.

Fraser, D.A. 1962. Apical and radial growth of white spruce (Picea glauca (Moench) Voss) at Chalk River, Ontario, Canada. Can. J. Bot. 40: 659-668.

Fraser, D.A. 1966. Vegetative and reproductive growth of black spruce (Picea mariana (Mill.) BSP.) at Chalk River, Ontario, Canada. Can. J. Bot. 44: 567-580.

Fraser, D.A. 1969. Photoperiod, thermoperiod, and gibberellic acid and their effect on growth of several conifers. Pages 39-49 in Yeatman, C.W., ed. Proc. 11th Meeting Comm. Forest Tree Breeding 1968. Dep. Fish. For. Can. Forest Branch, Petawawa Forest Exper. Stn.

Fraser, D.A. 1970. Interaction of gibberellic acid and photoperiod of reproductive and vegetative growth of white cedar seedlings (Thuja occidentalis L.) Pages 15-20 in Morgenstern, E.K. ed. Proc. 12th Meeting Comm. Forest Tree Breed. Dep. Fish. For. Can. Forest. Serv. Petawawa For. Exper. Stn.

Fujimoto, Y.; Watanabe, M.; Anma, Y. 1964. [The effects of gamma irradiation on the pollen germination of Pinus densiflora and Pinus thunbergii.] J. Jpn. For. Soc. 46: 389-394.

Fukuhara, N. 1961. Stimulation of flower buds differentiation in forest trees by gibberellin. IUFRO 13th Congress, Vienna. Part 2.

Fulford, R.M. 1960. The use of defoliating sprays for the control of biennial bearing in apple. J. Hort. Sci. 35: 202-213.

Furukoshi, T. 1978. Investigations on natural self-pollination in a seed orchard of Cryptomeria japonica D. Don. Pages 895-906 in Proc. Third World Consult. For. Tree Breeding. 1977. Vol. 2, CSIRO Canberra, Australia.

Gabriel, W.J. 1967. Resproductive behaviour in sugar maple: self-compatibility, cross-compatibility, agamospermy, and agamocarpy. Silvae Genet. 116: 165-168.

Germain, E.; Jalinat, J.; Marchou, M. 1973. Biologie florale du noyer (Juglans régia L.). Bull. Tech. Info. No. 282: 661-673. Station de recherches d'arboriculture fruitière, Pont-de-la-Maye, France.

Gianordoli, M. 1964. Contribution à l'étude du cycle de reproduction sexuée du Sciadopitys verticillata. C.R. Acad. Sci. (Paris). Série D. 258: 6203-6206.

Giertych, M.M. 1967. Analogy of the differences between male and female strobiles in Pinus to the differences between long- and short-day plants. Can. J. Bot. 45: 1907-1910.

Giertych, M.M. 1970. The influence of defoliation on flowering in pine, Pinus sylvestris. Arboretum Kornickie 15: 93-98.

Giertych, M.M. 1973. Relation between nutrition, growth, and flowering in coniferous trees. Polish Acad. Sci. Instit. Dendrol. and Kornik Arbor., Third Ann. Report 1973.

Gifford, E.M., Jr.; Mirov, N.T. 1960. Initiation and ontogeny of the ovulate strobilus in Ponderosa pine. Forest Sci. 6: 19-25.

Goddard, R.E.; Matthews, F.R. 1981. Pollen testing. Pages 40-43 in Franklin, E.C., ed. Pollen management handbook. USDA Forest Serv. Agric. Handbook 587.

Godman, A.M. 1962. Red pine cone production stimulated by heavy thinning. USDA Forest Serv. LSFES Tech. Note 628. 2 p.

Graf, J. 1921. Beiträge zur Kenntnis der Gattung Populus. Beitr. Bot. Cent. 38. Abt. 1: 405-454.

Grainger, J. 1938. Studies upon the time of flowering of plants. I. The relation of nocturnal translocation to the time of flowering. Ann. Appl. Biol. 25: 1-19.

Grano, C.X. 1973. Loblolly pine fecundity in South Arkansas. USDA Forest Serv. Res. Note No. SO-159. 7 p.

Graves, A.H. 1958. Hastening flowering in a chestnut seedling. Rep. Northern Nut Growers Assn. No. 49: 90-94.

Greenwood, M.S. 1977. Seed orchard fertilization: optimizing time and rate of ammonium nitrate application for grafted loblolly pine (Pinus taeda L.). In Proc., Southern Tree Imp. Conf., Gainesville, Fla. 14: 164-169.

Greenwood, M.S. 1978a. Flowering induced on young loblolly pine grafts by out-of-phase dormancy. Science 201: 443-444.

Greenwood, M.S. 1978b. Flower stimulation techniques for loblolly pine (Pinus taeda L.). Pages 1031-1042 in Proc. Third World Consult. For. Tree Breeding. 1977, Vol. 2. CSIRO, Canberra, Australia.

Greenwood, M.S. 1980. Reproductive development in loblolly pine. I. The early development of male and female strobili in relation to the long shoot growth behaviour. Am. J. Bot. 67: 1414-1422.

Greenwood, M.S. 1981. Reproductive development in loblolly pine. II. The effect of age, gibberellin plus water stress, and out-of-phase dormancy on long shoot growth behaviour. Am. J. Bot. 68: 1184-1190.

Greenwood, M.S. 1982. Rate, timing, and mode of gibberellin application for female strobilus production by grafted loblolly pine. Can. J. Forest Res. 12: 998-1002.

Greenwood, M.S.; Gladstone, W.T. 1978. Topworking loblolly pine for precocious flowering. For. Res. Tech. Rep. 042-3004/78/80, Weyerhauser Corp. 8 p.

Gregory, J.D.; Davey, C.B. 1977. Subsoiling to stimulate flowering and cone production in a loblolly pine seed orchard. Southern J. Appl. For. 1: 20-23.

Grisez, T.J. 1975. Flowering and seed production in seven hardwood species. USDA Forest Serv. Res. Paper No. NE-315. 8 p.

Guignard, J.L.; Mestre, J.C. 1966. Sur le développement d'embryons à partir des antipodes chez l'Ulmus campestris L. Soc. Bot. Fr. Bull. 113: 227-228.

Hadders, G. 1977. Experiments with supplemental mass pollination in seed orchards of Scots pine (Pinus sylvestris L.). In Proc. Third World Consult. of For. Tree Breeding. CSIRO, Canberra, Australia. Report FO-FTB-77-4/19. 12 p.

Hagem, O. 1917. Furuens og granens frosaetningi Norge. Medd. Vestlandets Forstl. Fors. Stat. 1:2:1-188. Cited in: Andersson, E. 1965. Cone and seed studies in Norway spruce (Picea abies (L.) Karst). Stud. For. Suec. 23: 1-214.

Hagman, M. 1970. Observations on incompatibility in Alnus. Pages 1-19 in Proc. Sexual reproduction in Forest trees. IUFRO Sect. 22. Working Group Mtg. Finland.

Hagman, M. 1971. On self- and cross-incompatibility shown by Betula verracosa Ehrh. and Betula pubescens Ehrh. Commun. Inst. Forest. Fenn. 73.6: 1-125.

Hagman, M. 1975. Incompatibility in forest trees. Proc. Roy. Soc. Lond. B. 188: 313-326.

Hagman, M.; Mikkola, L. 1963. Observations on cross-, self-, and interspecific pollinations in Pinus peuce Griseb. Silvae Genet. 12: 73-79.

Hakansson, A. 1956. [Seed development of Picea abies and Pinus sylvestris.] Medd. Statens Skogoforskningsinst. 46: 1-23.

Halevy, A.H., ed. 1985. Handbook of flowering. Vols. I, IV. CRC Press, Boca Raton, Fla.

Hall, J.P. 1977. Effect of exogenous growth substances on flowering grafted cones of Larix. Dep. Envir. Can. Can. Forest Serv., Nfld. Forest Res. Centre. Rep. N-X-151. 11 p.

Hall, J.[illegible]. 1982. Microsporogenesis in Larix laricina. Can. J. Bot. 60: 797-805.

Halls, L.K.; Hawley, N.R. 1954. Slash pine cone production is increased by seed-tree release. USDA Forest Serv. Southeast Forest Exper. Stn. Res. Note. No. 66. 2 p.

Hansbrough, T.; Merrifield, R.G. 1963. The influence of partial girdling on cone and seed production of loblolly pine. Louisiana St. Univ., For. Note No. 52. 2 p.

Hard, J.S. 1963. Frost damage to red pine conelets. USDA Forest Serv. Lake States Forest Exper. Stn., Res. Note. No. LS-5.

Hare, R.C. 1979. Promoting flowering in loblolly and slash pine with branch, bud, and fertilizer treatments. Pages 112-121 in Bonner, F., ed. Proc. Symp. Flowering and seed development in trees. IUFRO, 1978. Miss. State Univ. USDA Forest Serv. Southern Forest Exper. Stn.

Hare, R.C. 1984. Application method and timing of gibberellin $A_{4/7}$ treatments for increased pollen conebud production in southern pines. Can. J. Bot. 14: 128-131.

Hare, R.C.; Snyder, E.B.; Schmidtling, R.C. 1979. Longleaf pine flowering in response to nitrogen fertilization, branch girdling, growth substances, and cultivation. Pages 11-16 in Proc. 13th Lake States For. Tree Improv. Conf. 1977. Univ. Minn., St. Paul. (Also published as USDA Forest Sev. Gen. Tech. Rep. NC-50).

Harrison, D.L.S.; Owens, J.N. 1983. Bud development in Picea engelmannii. I. Vegetative bud development, differentiation, and early development of reproductive buds. Can. J. Bot. 61: 2291-2301.

Hashizume, H. 1959. [The effect of gibberellin upon flower formation and sex transition to female in Chamae cyparis obtusa and C. lawsoniana.] J. Jpn. For. Soc. 41: 158-161.

Hashizume, H. 1961. [The effect of gibberellin on sex differentiation in Cryptomeria japonica strobiles. II. Effects of auxin and urea on gibberellin-induced sex transition to female in strobiles.] J. Jpn. For. Soc. 43: 47-49.

Hashizume, H. 1967. [Experimental induction of female flowers in young Japanese larch (Larix leptolepis Gordon).] J. Jpn. For. Soc. 49: 405-408.

Hashizume, H. 1969. [Auxins and gibberellin-like substances existing in the shoots of conifers and their roles in flower bud formation and flower sex differentiation.] Tottori Univ. For. Jpn. Bull. 4. 46 p.

Hashizume, H. 1970. [Effect of mechanical treatments on flower bud formation in conifers and change of nutrients in shoots in relation to flower induction.] Fac. Agric. Tottori Univ. Jpn. Bull. 22: 25-33.

Hashizume, H. 1973. [Studies on flower bud formation, flower sex differentiation, and their control in conifers.] Tottori Univ. Jpn. For. Bull. 7: 1-139.

Hashizume, H. 1975. [Interrelation of gibberellin and ethrel in the flower bud formation and growth of conifers.] Tottori Univ. Jpn. For. Bull. 8: 1-10.

Hattemer, H.H.; Andersson, E.; Tamm, C.O. 1977. Effects of spacing and fertilization on four grafted clones of Scots pine. Stud. For. Suec. 141: 31 p.

Hauser, E.J.P.; Morrison, J.H. 1964. The cytochemical reduction of nitro blue tetrazolium as an index of pollen viability. Am. J. Bot. 51: 748-752.

Heidmann, L.J.; Rietveld, W.J.; Trujillo, D.P. 1979. Fertilization increases cone production and diameter growth of a 55-year old Ponderosa pine stand in Arizona. Pages 197-205 in Bonnor, F., ed. Proc. Symp. Flowering and seed development in trees. IUFRO, 1978. Miss. State Univ. USDA Forest Serv. Southern Forest Exper. Stn.

Heitmuller, H.H.; Melchior, G.H. 1960. Uber die blühfördernde Wrikung des Wurzelschnitts, des Zweigkrümmens and der Strangulation au japanischer Lärche (Larix leptolepis [Sieb. et Zucc.] Gord.). Silvae Genet. 9: 65-72.

Heslop-Harrison, J. 1971. Pollen: development and physiology. Butterworth, London. 338 p.

Heslop-Harrison, J. 1975. The physiology of the pollen grain surface. Proc. Roy. Soc. Lond. B. 190: 275-299.

Heslop-Harrison, J. 1976. A new look at pollination. Pages 141-157 in Rep. E. Malling Res. Stn. for 1975. East Malling, Kent, England.

Heslop-Harrison, J. 1978. Recognition and response in the pollen-stigma interaction. In Curtis, A.S.G., ed. Cell-Cell Recognition Symp. Soc-exp. Biol. 32: 121-138. Cambridge Univ. Press.

Heslop-Harrison, J.; Heslop-Harrison, Y. 1970. Evaluation of pollen viability by enzymatically induced fluorescence: intracellular hydrolysis of fluorescein diacetate. Stain Technology 45: 115-120.

Heslop-Harrison, J.; Heslop-Harrison, Y. 1982. The growth of the grass pollen tube: I. Characteristics of the polysaccharide particles (P-particles) associated with apical growth. Protoplasma 112: 71-80.

Heslop-Harrison, J.; Heslop-Harrison, Y.; Barber, J. 1975. The stigma surface in incompatibility responses. Proc. Roy. Soc. Lond. B. 188: 287-297.

Heslop-Harrison, J.; Heslop-Harrison, Y.; Shivanna, K.R. 1984. The evaluation of pollen quality and a further appraisal of the fluorochromatic (FCR) test procedure. Theor. Appl. Genet. 67: 367-3754.

Heslop-Harrison, Y. 1977. The pollen-stigma interaction: pollen-tube penetration in Crocus. Ann. Bot. 41: 913-922.

Heslop-Harrison, Y.; Shivanna, K.R. 1977. The receptive surface of the angiosperm stigma. Ann. Bot. 41: 1233-1258.

Hibbs, D.E.; Fischer, B.C. 1979. Sexual and vegetative reproduction of striped maple (Acer pensylvanicum L.). Bull. Torr. Bot. Club. 106: 222-227.

Hillman, W.S. 1962. The physiology of flowering. Holt, Rinehart, and Winston, Toronto. 164 p.

Hillman, W.S. 1964. Endogenous circadian rythms and the response of Lemna perpusilla to skeleton photoperiods. In Symposium on time measurement in photo-periodic phenomena, Cleveland, Ohio. 1963. Am. Nat. 98: 323-328.

Hjelmqvist, H. 1953. The embryo sac development of Quercus robur L. Phytomorphology 3: 377-384.

Ho, R.H. 1980. Pollination mechanism and seed production potential in Douglas-fir. Forest Sci. 26: 522-528.

Ho, R.H. 1982. Research on seed-cone receptivity, seed production potential, cone induction, and haploid plant culture. Pages 116-118 in Yeatman, C.W., ed. Proc. 18th Meeting Can. Tree Improv. Assoc. 1981. Environ. Can., Can. For. Serv., Petawawa Natl. For. Inst.

Ho, R.H.; Owens, J.N. 1974a. Microstrobilate morphology, microsporogenesis, and pollen formation in western hemlock. Can. J. Forest Res. 4: 509-517.

Ho, R.H.; Owens, J.N. 1974b. Microstrobili of Douglas-fir. Can. J. Forest Res. 4: 561-562.

Ho, R.H.; Owens, J.N. 1974c. Microsporogenesis and pollen formation in lodgepole pine. Can. J. Bot. 52: 1669-1674.

Ho, R.H.; Rouse, G.E. 1970. Pollen germination of Larix sibirica (Siberian larch) in vitro. Can. J. Bot. 48: 213-215.

Ho, R.H.; Sziklai, O. 1971a. Germination and development of lodgepole pine pollen in vitro. Can. J. Forest Res. 1: 12-19.

Ho, R.H.; Sziklai, O. 1971b. Pollen germination of Tsuga heterophylla in vitro. Can. J. Bot. 49: 117-119.

Ho, R.H.; Sziklai, O. 1972. Germination of Douglas-fir pollen. Silvae Genet. 21: 48-50.

Hocker, H.W., Jr. 1962. Stimulating conelet production of eastern white pine. Pages 35-40 in Proc. Ninth Northeastern For. Tree Imp. Conf.

Hodson, H.K.; Hamner, K.C. 1970. Floral inducing extracts from Xanthium. Science 167: 384-385.

Hoekstra, P.E.; Mergen, F. 1957. Experimental induction of female flowers on young slash pine. J. For. 55: 827-831.

Holmes, G.D.; Matthews, J.D. 1951. Girdling or banding as a means of increasing cone production in pine plantations. British Forestry Comm. For. Res. No. 12: 1-8.

Holmsgaard, E. 1972. Relations between climate and flowering, seed production and growth. Forest Tree Imp. 4: 53-66.

Holmsgaard, E.; Olson, H.C. 1960. The influence of weather on beech mast. Forstl. Forogsv. Danm. 26: 345-370.

Holmsgaard, E.; Olson, H.C. 1961. On the influence of the weather on beech mast and the employment of artificial drought as a means to produce beech mast. In IUFRO 13th Cong. Vienna Pt. 2(1).

Holmsgaard, E.; Olson, H.C. 1966. Experimental induction of flowering in beech. Forstl. Forogsv. Danm. 30: 2-17.

Holst, M.J. 1959. Experiments with flower promotion in Picea glauca (Moench) Voss and Pinus resinosa Ait. In Recent advances in Botany, Toronto Univ. Press. Vol. 2: 1654-1658.

Holst, M.J. 1971. The stimulation of flowering in spruce and pine. Pages 125-128 in Morgenstern, E.K., ed. Proc. 12th Meeting Comm. For. Tree Breeding 1970. Dep. Fish. For. Can. For. Serv., Petawawa Forest Exper. Stn.

Hutchinson, A.H. 1915. On the male gametophyte of Picea canadensis. Bot. Gaz. 59: 287-300.

Hutchinson, J.G.; Bramlett, D.L. 1964. Frost damage to shortleaf pine flowers. J. For. 62: 343.

Ichikawa, S.; Shidei, T. 1971. [Fundamental studies on deep-freezing storage of tree pollen.] Kyoto Univ. Jpn. For. Bull. 42: 51-82.

Ichikawa, S.; Shidei, T. 1972a. [Fundamental studies of deep-freezing on tree pollen (II).] Kyoto Univ. Jpn. For. Bull. 43: 9-32.

Ichikawa, S.; Shidei, T. 1972b. [Fundamental studies on deep-freezing storage of tree pollen (III).] Kyoto Univ. Jpn. For. Bull. 44: 47-67.

Ichikawa, S.; Kaji, K.; Kubota, Y. 1970. [Studies on the storage of larch (Larix leptolepis) pollen at super-low temperatures. Some problems concerning water contents and pre-freezing (I).] Hokkaido Forest Exper. Stn. Jpn. Bull. 8: 11-26.

Illy, G. 1963. Relation entre la hauteur des arbres et la fructification du pin maritime (Pinus pinaster Sol.) In World Consult. on For. Genet. and For. Tree Imp. Stockholm 1963. FAO/Forgen. 63 8/7.

Jackson, D.I.; Sweet, G.B. 1972. Flower initiation in temperate woody plants. A review based largely on the literature of conifers and deciduous fruit trees. Horticult. Abstr. 42: 9-24.

Janas, P.S.; Haddon, B.D. 1984. Canadian forest tree seed statistics: 1980-81 Survey Results. Can. For. Serv., Petawawa Natl. For. Inst. Rep. PI-X-41. 23 p.

Jensen, C.J. 1964. Pollen storage under vacuum. Danish Atomic Energy Comm. Kongelige Veterinarerog Landbohjskole Arsskrift. p. 133-146.

Johansen, D.A. 1950. Plant embryology. Chronica Botanica Co., Waltham, Mass. 305 p.

Johnson-Flanagan, A.M.; Owens, J.N. 1985. Development of white spurce (Picea glauca (Moench) Voss) seedling roots. Can. J. Bot. 63: 456-462.

Johnstone, G.R. 1940. Further studies on polyembryony and germination of polyembroyonic pine seeds. Am. J. Bot. 46: 425-433.

Johri, B.M. 1963. The female gametophyte. Pages 69-104 in Maheshwari, P., ed. Recent advances in the embryology of Angiosperms. Catholic Press, Ranchi, India.

Johri, B.M.; Vasil, I.K. 1961. Physiology of pollen. Bot. Rev. 27: 325-381.

Jones, C.E.; Little, R.J. eds. 1983. Handbook of experimental pollination biology. Scientific and Academic Editions, Toronto. 558 p.

Jonsson, A. 1974. A study on the temperature response of pollen mother cells in Norway spruce. Stud. For. Suec. 116: 1-32.

Jovancevic, M. 1962. Estimation of tree pollen germination from the size, shape, and color of the grains. Nar. Sumar, Sarajevo 16: 493-502.

Junttila, O. 1980. Flower bud differentiation in Salix pentandra as affected by photoperiod, temperature, and growth regulators. Physiol. Plant. 49: 127-134.

Kamienska, A.; Pharis, R.P. 1975. Endogenous gibberellins of pine pollen. II. Changes during germination of Pinus attenuata, P. coulteri, and P. ponderosa pollen. Plant Physiol. 56: 655-659.

Kamienska, A.; Durley, R.C.; Pharis, R.P. 1976a. Isolation of gibberellin A_3, A_4, and A_7 from Pinus attenuata pollen. Phytochemistry 15: 421-424.

Kamienska, A.; Durley, R.C.; Pharis, R.P. 1976b. Endogenous gibberellins of pine pollen. III. Conversion of 1, 2-[^{3}H] GA_4 to gibberellins A_1 and

A₃₄ in germinating pollen of Pinus attenuata. Lemn. Plant Physiol. 58: 68-70.

Kanekawa, T.; Katsuta, M. 1982. [Promotion of strobilis production in Pinus thunbergii Parl. and P. densiflora Sieb. et Zucc. by gibberellins.] J. Jpn. For. Soc. 64: 101-106.

Kapil, R.N.: Bhatnagar, A.K. 1975. A fresh look at the process of double fertilization in Angiosperms. Phytomorphology 25: 334-368.

Karnosky, D.F.; Stairs, G.R. 1974. The effects of SO_2 on in vitro forest tree pollen germination and tube elongation. J. Environ. Quality 3: 406-409.

Kashimura, D.; Saito, H.; Kida, S. 1953. [A research on the Buna (Fagus crenata Blume) coppice forest. II. On sprouting condition after cutting (2)]. J. Jpn. For. Soc. 35: 154-156.

Kato, Y.; Fukuhara, N.; Kobayashi, R. 1959. Stimulation of flower bud differentiation of conifers by gibberellins. J. Jpn. For. Soc. 41: 309-311.

Katsumata, T.; Takahashi, N.; Ejiri, S. 1978. Changes of cyclic AMP level and adenylate cyclase activity during germination of pine pollen. Agric. Biol. Chem. 42: 2161-2162.

Katsuta, M. 1975. Effects of chilling and photoperiodic treatments on cone development in Pinus thunbergii Parl. and P. densiflora Sieb. et Zucc. Tokyo Univ. Jpn. For. Bull. 67: 63-104.

Katsuta, M. 1981. Recent advances in the promotion of strobilus production by gibberellins in Japanese conifers. Pages 68-74 in Krugman, S.; Katsuta, M., eds. Proc. Symp. on Flowering Physiol. 17th IUFRO World Congr., Kyoto, Japan. Jpn. For. Tree Breeding Assoc., Tokyo.

Katsuta, M.; Satoo, T. 1964. [Cone development in Pinus thunbergii.] J. Jpn. For. Soc. 46: 166-170.

Katsuta, M.; Saito, M.; Yamamoto, C.; Kaneko, T.; Itoo, M. 1981. [Effect of gibberellins on the promotion of strobilus production in Larix leptolepis Gord. and Abies homolepis Sieb. et Zucc.] For. and For. Prod. Res. Inst. Jpn. Bull. 313: 37-45.

Kessler, K.J., Jr. 1969. Top-dying of yellow birch associated with seed production. Plant Disease Reporter 53: 694-697.

King, J.R. 1965. The storage of pollen---particularly by the freeze-drying method. Bull. Torrey Bot. Club 92: 270-287.

Klaehn, F.U. 1961. Flower morphology and flower ecology with respect to forest tree breeding procedures. In Recent Advances in Botany. Univ. Toronto Press. Vol. 2: 1666-1671.

Klebs, G. 1910. Alterations in the development and forms of plants as a result of environment. Proc. Roy. Soc. Lond. B. 82: 547-558.

Klebs, G. 1918. Uber die Blütenbildung bei Sempervirum. Flora 11-12: 128-151.

Knox, R.B.; Willing, R.R.; Ashford, A.E. 1972a. Role of pollen-wall proteins as recognition substances in interspecific incompatibility in poplars. Nature 237: 381-383.

Knox, R.B.; Willing, R.R.; Pryor, L.D. 1972b. Interspecific hybridization in poplars using recognition pollen. Silvae Genet. 21: 65-69.

Kolpak, M.X.; Feret, P.P.; Stipes, R.J. 1980. Fungi associated with the pistillate flowers of white oak and their effect on pollen germination. For. Ecol. Manag. 3: 69-72.

Konar, R.N.; Oberoi, Y.B. 1969a. Recent work on reproductive structures of living conifers and taxads - A review. Bot. Rev. 35: 89-116.

Konar, R.N.; Oberoi, Y.B. 1969b. Studies on the morphology and embryology of Podocarpus gracilor. Pilger, Bietr. Biol. Pflanzen. 45: 329-376.

Kormutak, A. 1984. Some cytological and biochemical aspects of interspecific incompatibility in pines (Pinus sp.). Acta Dendrobiologica 7: 1-92.

Kossuth, S.U.; Fechner, G.H. 1973. Incompatibility between Picea pungens Engelm. and Picea engelmannii Parry. Forest Sci. 19: 50-60.

Kotter, W. 1931. Normale and anomale Fruchtbildung bei Juniperus communis. Inagural Diss. Univ. Hamburg, pp. 1-75. Cited in Singh, H. 1973. Embryology of Gymnosperms. Gebrüder Brontraeger Berlin. p. 248.

Kozlowski, T.T. 1971. Growth and development of trees. Vol. I. Seed germination, ontogeny, and shoot growth. Academic Press, New York. 443 p.

Kozlowski, T.T.; Keller, T. 1966. Food relations of woody plants. Bot. Rev. 32: 293-382.

Kramer, P.J.; Kozlowski, T.T. 1960. Physiology of trees. McGraw-Hill Co. N.Y. 642 p.

Kraus, E.J. 1925. Soil nutrients in relation to vegetation and reproduction. Am. J. Bot. 12: 510-516.

Kriebel, H.B. 1966. Technique and interpretation in tree seed radiography. Pages 70-75 in Joint Proc. 2nd Gen. Workshop Soc. Am. Foresters and the Seventh Lake States For. Tree Impr. Conf. 1965. USDA Forest Serv. Res. Paper No. 6.

Krugman, S.L. 1966. Freezing spring temperatures damage knobcone pine conelets. USDA Forest Serv. Res. Paper No. PSW-37.

Krugman, S.L. 1970. Incompatibility and inviability systems among some western North American pines. In Proc. Sexual Reproduction of Forest Trees. IUFRO Sect. 22, Working Group Mtg. Finland. 12 p.

Krugman, S.L.; Stein, W.I.; Schmitt, D.M. 1974. Seed Biology. Pages 1-40 in Schopmeyer, C.S., ed. Seeds of woody plants in the United States. USDA Forest Serv., Agric. Handbook 450.

Krusche, D.; Melchior, G.H. 1978. The choice of rootstock as a means to stimulate flowering and increase the cone yield in Norway spruce grafts. Pages 1079-1089 in Proc. Third World Consult For. Tree Breeding, 1977. Vol. 2: CSIRO, Canberra, Australia.

Kudo, H. 1980. [Development of male flower and germination of pollen in 11 species of Pinaceae.] Hokkaido Univ. Jpn. Coll. Exp. For. Research Bull. 37: 143-164.

Kuhlwein, H.; Anhaeusser, H. 1951. Veränderungen des Gymnospermen pollen durch Lagerung. Planta 39: 476-479.

Kupila-Ahvenniemi, S.; Pihakaski, S.; Pihakaski, K. 1978. Wintertime changes in the ultrastructure and metabolism of the microsporangiate strobili of Scotch pine. Planta 144: 19-29.

La Bastide, J.G.A.; Van Vredenburch, C.L.H. 1970. The influence of weather conditions on the seed production of some forest trees in the Netherlands. Meded. Bosbouwproefstation No. 102: 1-12.

Lang, A. 1956. Gibberellin and flower formation. Naturwissenschaften 43: 544.

Lang, A. 1957. The effect of gibberellin upon flower formation. Proc. Nat. Acad. Sci. 43: 709-717.

Lanner, R.M. 1963. Growth and cone production of Knobcone pine under interrupted nights. USDA Forest Serv. Res. Paper No. PSW-38. 16 p.

Lanner, R.M.; Van Den Berg, D.A. 1975. The vegetative buds and shoots of lodgepole pine. Pages 68-85 in Proc. Management of lodgepole pine ecosystems. Vol. 1. Pullman, Wash.

Larson, D.A. 1965. Fine-structural changes in the cytoplasm of germinating pollen. Am. J. Bot. 52: 139-154.

Lavender, D.P. 1985. Angiospermous forest trees of temperate zones. Pages 15-22 in Halevy, A.H., ed. Handbook of flowering. CRC Press Inc. Boca Raton, Florida. Vol. I.

Lavender, D.P.; Zaerr, J.B. 1985. Temperate conifer forest trees. Pages 1-13 in Halevy, A.H., ed. Handbook of flowering. CRC Press Inc. Boca Raton, Florida. Vol. I.

Lawrence, G.H.M. 1951. Taxonomy of vascular plants. MacMillan Co. Can. Ltd. Toronto. 823 p.

Lawson, A.A 1910. The gametophytes and embryo of Sciadopitys verticillata. Cytologia: Fujii Jubilee Vol. 14: 19.

Ledig, F.T.; Beland, J.W., IV; Fryer, J.H. 1971. Breeding techniques for white oak. Pages 275-283 in Proc. Eleventh Southern Conf. For. Tree Imp.

Lee, K.J. 1979. Factors affecting cone initiation in Pines: a review. Korean Inst. of For. Genet. Res. Rep. No. 15: 45-85.

Leopold, A.C. 1964. Plant growth and development. McGraw Hill, New York. 466 p.

Leopold, A.C.; Kriedemann, P.E. 1975. Plant growth and development. McGraw-Hill Inc., Toronto. 545 p.

Lepisto, M. 1973. Accelerated birch breeding in plastic greenhouses. For. Chron. 49: 172-173.

Leshem, Y.; Ophir, D. 1977. Differences in endogenous levels of gibberellin activity in male and female partners of two dioecious tree species. Ann. Bot. 41: 375-379.

Lester, D.T. 1963. Floral initiation and development in quaking aspen. Forest Sci. 9: 323-329.

LeTacon, F.; Oswald, H.; Bitsch, M.; Bouchard, D.; Divoux, A. 1977. Influence de la fertilisation minérale sur la fructification du hêtre (Fagus silvatica). Ann. Sci. Forest. 34: 89-109.

Lewis, R.A. 1981. Biochemical gene markers. Pages 58-61 in Franklin, E.C., ed. Pollen management handbook. USDA Forest Serv. Agric. Handbook No. 587.

Li, S.J. 1975. Reproductive biology of Chamaecyparis. II. Pollen development and pollination mechanism. Taiwania 20: 139-146.

Li, W.Y. 1964. The incompatibility resulting from the hybridization between Pinus koraiensis and Pinus tabulaeformis. Scientia Silvae 9: 279-296.

Lill, B.S. 1974. Development of the female cone of Pinus radiata D. Don. Vol. I. Ph.D. Thesis, Univ. Canterbury, Christchurch, N.Z.

Lill, B.S.; Sweet, G.B. 1977. Pollination in Pinus radiata. N.Z.J. For. Sci. 7: 21-34.

Lindgren, K.; Edberg, I.; Eriksson, G. 1977. External factors influencing female flowering in Picea abies (L.) Karst. Stud. For. Suec. 142. 53 p.

Linnaeus, C. 1751. Skanska Resa. Stockholm. Cited in Holmsgaard, E. 1972. Relations between climate and flowering, seed production, and growth. For. Tree Imp. 4: 53-66.

Linskens, H.F. 1964. Pollen physiology and fertilization. North Holland Publishing Co., Amsterdam. 257 p.

Linskens, H.R., ed. 1974. Fertilization in higher plants. American Elsevier, New York. 373 p.

Livingston, G.K. 1971a. The morphology and behaviour of meiotic chromosomes of Douglas-fir. Silvae Genet. 20: 75-82.

Livingston, G.K. 1971b. Experimental studies on the induction of haploid parthenogenesis in Douglas-fir and the effects of radiation on the germination and growth of Douglas-fir pollen. Ph.D. Thesis, Univ. of Washington.

Livingston, G.K.; Ching, K.K. 1967. The longevity and fertility of freeze-dried Douglas-fir pollen. Silvae Genet. 16: 98-101.

Livingston, G.K.; Stettler, R.F. 1973. Radiation induced stimulation of pollen-tube elongation in Douglas-fir. Rad. Bot. 13: 65-72.

Loach, K.; Little, C.H.A. 1973. Production, storage, and use of photosynthate during shoot elongation in balsam fir (Abies balsamea). Can. J. Bot. 51: 1161-1168.

Lohwag, H. 1910. Beitrag zur kenntnis der Zeit ersten Blütenanlage bei Holzpflanzen. Osterr. Bot. Z. 60: 369-376.

Longman, K.A. 1961. Factors affecting flower initiation in certain conifers. Proc. Linn. Soc. Lond. 172: 124-127.

Longman, K.A. 1976. Some experimental approaches to the problem of phase change in forest trees. Acta Hort. 56: 81-90.

Longman, K.A. 1982. Effects of gibberellin, clone, and environment on cone initiation, shoot growth, and branching in Pinus contorta. Ann. Bot. 50: 247-257.

Longman, K.A.; Wareing, P.F. 1958. Effect of gravity on flowering and shoot growth in Japanese larch (Larix leptolepis Murray). Nature 182: 380-381.

Longman, K.A.: Wareing, P.F. 1959. Early induction of flowering in birch seedlings. Nature 184: 2037-2038.

Longman, K.A.; Nasr, T.A.A.; Wareing, P.F. 1965. Gravimorphism in trees. 4. The effect of gravity on flowering. Ann. Bot. 29: 459-472.

Looby, W.J.; Doyle, J. 1937. Fertilization and proembryo formation in Sequoia. Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. 21: 457-476.

Looby, W.J.; Doyle, J. 1939. The ovule, gametophyte, and proembryo in Saxegothaea. Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. 22: 95-117.

Looby, W.J.; Doyle, J. 1942. Formation of gymnospore, female gametophyte, and archegonia in Sequoia. Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. 23: 35-54.

Looby, W.J.; Doyle, J. 1944a. The gametophyte of Podocarpus andinus. Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. 23: 222-237.

Looby, W.J.; Doyle, J. 1944b. Fertilization and early embryogeny in Podocarpus andinus. Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. 23: 257-270.

Lorenzi, R.; Horgan, R.; Wareing, P.F. 1976. Endogenous hormones of Sitka spruce. British For. Comm., Ann. For. Res. Rep. 1976: 60.

Lowry, W.P. 1966. Apparent meteorological requirements for abundant cone crop in Douglas-fir. Forest Sci. 12: 185-192.

Luckwill, L.C. 1959. Fruit growth in relation to internal and external chemical studies. Pages 233-251 in Rudnick, R., ed. Cell, organism, and milieu. Ronald Press, New York.

Luckwill, L.C. 1970. The control of growth and fruitfulness of apple trees. Pages 237-253 in Cutting, C.V.; Luckwill, L.C., eds. Physiology of crop trees. Academic Press, New York.

Lunden, R. 1954. A short introduction to the literature on pollen chemistry. Svensk. Kem. Tidskr. 66: 201-213.

Luomajoki, A. 1977. Effects of temperature on spermatophyte male meiosis. Hereditas 85: 33-48.

Luomajoki, A. 1982. Temperature and dates of male meiosis in trees. Hereditas 97: 167-178.

Luukkanen, O. 1979. Hormonal treatment increases flowering of Norway spruce grafts in a plastic greenhouse. Finnish Found. For. Tree Breeding Ann. Rep. p. 20-26.

Luukkanen, O. 1981. Effects of gibberellins GA_4 and GA_7 on flowering in Scots pine grafts. Silvae Fenn. 15: 359-365.

Luukkanen, O.; Johansson, S. 1980a. Flower induction by exogenous plant hormones in Scots pine and Norway spruce grafts. Silvae Fenn. 14: 95-105.

Luukkanen, O.; Johansson, S. 1980b. Effect of exogenous gibberellins of flowering in Pinus sylvestris grafts. Physiol. Plant. 50: 365-370.

Lyons, L.A. 1956. The seed production capacity and efficiency of red pine cones (Pinus resinosa Ait.). Can. J. Bot. 34: 36-37.

Lyr, V.H.; Hoffman, G. 1964. Uber den Einfluss der Mineralsalzernährung auf die Frubfruktifikation von Cryptomeria japonica (L.F.D.) Don. Flora 154: 189-208.

MacDonald, A.D.; Mothersill, D.H. 1983. Shoot development in Betula papyrifera. I. Short-shoot organogenesis. Can. J. Bot. 61: 3049-3065.

MacDonald, A.D.; Mothersill, D.H.; Ceasar, J.C. 1984. Shoot development in Betula papyrifera. III. Long-shoot organogenesis. Can. J. Bot. 62: 437-445.

MacDonald, J.E. 1962. Collection and washout of airborne pollens and spores by raindrops. Science 135: 435-437.

McDonald, P.M. 1969. Silvical characteristics of California black oak (Quercus kelloggii Newb.). USDA Forest Serv. Res. Paper No. PSW-53, 20 p.

McElwee, R.L. 1970. Radioactive tracer techniques for pine pollen flight studies and an analysis of short-range pollen behaviour. Ph.D. Thesis, N.C. State Univ., Raleigh. 97 p.

McKee, H.S. 1958. Protein metabolism in flowers. Plant Physiol. 8: 554-563.

McLemore, B.F. 1975. Cone and seed characteristics of fertilized and unfertilized longleaf pines. USDA Forest Serv. Res. Pap. No. SO-109. 10 p.

McMullan, E.E. 1980. Effect of applied growth regulators on cone production in Douglas-fir, and relation of endogenous growth regulators to cone production capacity. Can. J. Forest Res. 10: 405-414.

McWilliam, J.R. 1958. The role of the micropyle in the pollination of Pinus. Bot. Gaz. 120: 109-117.

McWilliam, J.R. 1959a. Interspecific incompatibility in Pinus. Am. J. Bot. 46: 425-433.

McWilliam, J.R. 1959b. Bioelectrical phenomena in relation to pollination in Pinus. Silvae Genet. 8: 59-61.

McWilliam, J.R. 1960. Pollen germination of Pinus as affected by the environment. Forest Sci. 6: 27-39.

Maguire, W.P. 1956. Are ponderosa pine crops predictable? J. For. 54: 778-779.

Maheshwari, P. 1950. An introduction to the embryology of the Angiosperms. McGraw-Hill, New York. 453 p.

Maheshwari, P., ed. 1963. Recent advances in the embryology of Angiosperms. Internat. Soc. Plant Morphologists, Univ. of Delhi. 467 p.

Maheshwari, P.; Roy, S.K. 1951. The embryo sac of Salix. Phytomorphology 1: 70-72.

Makhmet, B.M.; Shlonchak, A.V. 1977. [Storage of pollen of some woody species by the deep freezing method.] Ukrainskii Botanichnyi Zhurnal 34: 195-197.

Malkonen, E. 1971. Fertilizer treatment and seed crop of Picea abies. Commun. Inst. For. Fenn. 73.4. 16 p.

Mameli, C.E. 1952. [The reserve substances of pollen and their phylogenetic, ecological, and embryological significance.] Nuovo Gior. Bot. Ital. 59: 1-26.

Mann, W.F., Jr.; Russell, T.E. 1957. Longleaf cone production doubled by ringing. Tree Planter's Notes 28: 6-7.

Marquard, R.D.; Hanover, J.W. 1984. Sexual zonation in the crown of Picea glauca and flowering response to exogenous $GA_{4/7}$. Can. J. Forest Res. 14: 27-30.

Martens, P.; Waterkeyn, L. 1962. Structure du pollen "aile" chez les conifères. Cellule 62: 172-222.

Mascarhenas, J.P.; Bell, E. 1969. Protein synthesis during germination of pollen: studies on polysome formation. Biochem. biophys. Acta. 179: 199-203.

Matthews, F.R.; Bramlett, D.L. 1981. Cyclone pollinator improves loblolly pine seed yields in controlled pollinations. Southern J. App. For. 5: 42-46.

Matthews, F.R.; Karus, J.F. 1981. Pollen storage. Pages 37-39 in Franklin, E.C., ed. Pollen management handbook. USDA Forest Serv. Agric. Handbook No. 587.

Matthews, J.D. 1955. The influence of weather on the frequency of beech mast years in England. Forestry 28: 107-116.

Matthews, J.D. 1963. Factors affecting the production of seed by forest trees. For. Abs. 24(1): i-xiii.

Matyas, V. 1969. Weather influence on beech flowering. Pages 1407-1418 in Proc. 2nd FAO/IUFRO World Consult. For. Tree Breed. Washington.

Maurinj, A.M.; Kaurov, I.A. 1956. [Comparison of methods of determining the viability of tree pollen]. Bot. Z. 41: 81-84.

Meehan, Th. 1888. Contrib. life hist. plants. 3. Dichogamy and its significance. Proc. Acad. Nat. Sci. Phil. p. 391. Cited in Klaehn, F.U. 1961. Flower morphology and flower ecology with respect to forest tree breeding procedures. Recent Advances in Botany 2: 1666-1670.

Mehra, P.N.; Dogra, P.D. 1965. Normal and abnormal pollen grains in Abies pindrow (Royle) Spach. Palynological Bull. 1: 16-23.

Mehra, P.N.; Dogra, P.D. 1975. Embryogeny of Pinaceae. I. Proembryogeny. Proc. Indian Nat. Sci. Acad. 11, B.: 486-497.

Melchior, G.H. 1960. Girdling experiments to increase flowering ability in Japanese larch L. leptolepis (Sieb. et Zucc.) Gord. and European larch, L. decidua Mill. Silvae Genet. 9: 105-111.

Melchior, G.H. 1961a. The induction of flowering in Japanese larch graftings. Silvae Genet. 10: 20-27.

Melchior, G.H. 1961b. Experiments with girdling of grafts of European and Japanese larch (Larix decidua and Larix leptolepis). Silvae Genet. 10: 97-124.

Melchior, G.H. 1968. [Experiments on flower stimulation in Douglas-fir grafts.] Silvae Genet. 17: 26-31.

Melchior, G.H.; Heitmuller, H.H. 1961. Increasing the number of male flowers in grafts of Pinus sylvestris by pruning. Silvae Genet. 10: 180-186.

Mergen, F. 1962. Flower induction in young pine trees. In Proc. 13th IUFRO Congress, Vienna, 1961. Part 2,1. 5 p.

Mergen, F.; Johansen, T.S. 1963. Effect of ionizing radiation on microsporogenesis in Pinus rigida (Mills). Rad. Bot. 3: 321-331.

Mergen, F.; Lester, D.T. 1961. Microsporogenesis in Abies. Silvae Genet. 10: 146-156.

Mergen, R.; Rossoll, H.; Pomeroy, K. 1955. How to control the pollination of slash and longleaf pine. USDA Forest Serv. Res. Paper No. SE-58. 14 p.

Mergen, F.; Stairs, G.R.; Snyder, E.B. 1963. Microsporogenesis in Pinus echinata and Pinus taeda. Silvae Genet. 12: 127-129.

Mergen, F.; Burley, J.; Furnival, G.M. 1965. Embryo and seedling development in Picea glauca (Moench) Voss after self-, cross-, and wind pollination. Silvae Genet. 14: 188-194.

Merkle, S.A.; Feret, P.P.; Croxdale, J.G.; Sharik, T.L. 1980. Development of floral primordia in white oak. Forest Sci. 26: 238-250.

Meyen, S.V. 1984. Basic features of Gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record. Bot. Rev. 50: 1-111.

Michalski, L. 1967. Growth regulators in the pollen of pine. Acta Soc. Bot. Pol. 36: 475-481.

Migita, K. 1960a. [Effects of soil water moisture on the flower bud formation of sugi seedlings.] J. Jpn. For. Soc. 42: 27-28.

Migita, K. 1960b. Influence of shading and daylength on the flower bud formation of Sugi (Cryptomeria japonica) seedlings. J. Jpn. For. Soc. 42: 49-51.

Mikami, S.; Asakawa, S.; Iizuka, M.; Yokoyama, T.; Nagao, A.; Takehana, S.; Kaneko, T. 1979. Flower induction in Japanese larch, Larix leptolepis Gord. Jpn. For. Prod. Res. Inst. For. Bull. 307: 9-24.

Mikkola, L. 1969. Observations on inter-specific sterility in Picea. Ann. Bot. Fenn. 6: 285-339.

Miller, C.N., Jr. 1977. Mesozoic conifers. Bot. Rev. 43: 217-280.

Miller, C.N., Jr. 1982. Current status of Paleozoic and Mesozoic conifers. Paleobot. Palynol. 37: 99-114.

Mirov, N.T. 1951. Inducing early production of pine pollen. USDA Fores Serv., Calif. For. & Range Exp. Stn. For. Res. Notes No. 80. 3 p.

Mirov, N.T. 1956. Photoperiod and flowering of pines. Forest Sci. 2: 328-332.

Mogensen, H.L. 1975. Ovule abortion in Quercus (Fagaceae). Am. J. Bot. 62: 160-165.

Moir, R.B.; Fox, D.P. 1975. Male meiosis in Sitka spruce, Picea sitchensis (Bong.) Carr. Silvae Genet. 24: 187-192.

Mosely, M.F. 1943. Contributions to the life history, morphology, and physiology of Widdringtonia cupressoides. Lloydia 6: 109-132.

Muelder, D.W.; Hansen, J.H. 1961. Observations on cone bearing of Sequoia sempervirens. Calif. Agric. Exp. Stn. Berkeley, Calif. Bull. No. 26. 6 p.

Mulcahy, G.B.; Mulcahy, D.L.; Pfahler, P.L. 1982. The effect of delayed pollination in Petunia hybrida. Acta. Bot. Neerl. 31: 97-103.

Muller, G. 1977. Cross-fertilization in a conifer stand inferred from enzyme gene-markers in seeds. Silvae Genet. 126: 223-226.

Muller-Olsen, C.; Simak, M. 1954. X-ray photography employed in germination analysis of Scots pine (Pinus sylvestris L.). Medd. Stat. Skogsforskn-Inst. 19 p.

Nagao, A. 1983a. [Effects of different light spectral compositions on floral initiation in Chamaecyparis obtusa seedlings under various temperature conditions.] J. Jpn. For. Soc. 65: 233-236.

Nagao, A. 1983b. [Differences of flower initiation of Cryptomeria japonica under various alternating temperatures.] J. Jpn. For. Soc. 65: 335-338.

Nagao, A.; Sasaki, S. 1981. Effects of temperature and light on promotion of strobilus of Cryptomeria japonica and Chamaecyparis obtusa. Pages 103-144 in Krugman, S.L.; Katsuta, M., eds. Proc. Symp. Flowering Physiology. 17th IUFRO World Cong., Kyoto, Japan. Jpn. For. Tree Breeding Assoc., Tokyo.

Mehra, P.N.; Dogra, P.D. 1975. Embryogeny of Pinaceae. I. Proembryogeny. Proc. Indian Nat. Sci. Acad. 11, B.: 486-497.

Melchior, G.H. 1960. Girdling experiments to increase flowering ability in Japanese larch L. leptolepis (Sieb. et Zucc.) Gord. and European larch, L. decidua Mill. Silvae Genet. 9: 105-111.

Melchior, G.H. 1961a. The induction of flowering in Japanese larch graftings. Silvae Genet. 10: 20-27.

Melchior, G.H. 1961b. Experiments with girdling of grafts of European and Japanese larch (Larix decidua and Larix leptolepis). Silvae Genet. 10: 97-124.

Melchior, G.H. 1968. [Experiments on flower stimulation in Douglas-fir grafts.] Silvae Genet. 17: 26-31.

Melchior, G.H.; Heitmuller, H.H. 1961. Increasing the number of male flowers in grafts of Pinus sylvestris by pruning. Silvae Genet. 10: 180-186.

Mergen, F. 1962. Flower induction in young pine trees. In Proc. 13th IUFRO Congress, Vienna, 1961. Part 2,1. 5 p.

Mergen, F.; Johansen, T.S. 1963. Effect of ionizing radiation on microsporogenesis in Pinus rigida (Mills). Rad. Bot. 3: 321-331.

Mergen, F.; Lester, D.T. 1961. Microsporogenesis in Abies. Silvae Genet. 10: 146-156.

Mergen, R.; Rossoll, H.; Pomeroy, K. 1955. How to control the pollination of slash and longleaf pine. USDA Forest Serv. Res. Paper No. SE-58. 14 p.

Mergen, F.; Stairs, G.R.; Snyder, E.B. 1963. Microsporogenesis in Pinus echinata and Pinus taeda. Silvae Genet. 12: 127-129.

Mergen, F.; Burley, J.; Furnival, G.M. 1965. Embryo and seedling development in Picea glauca (Moench) Voss after self-, cross-, and wind pollination. Silvae Genet. 14: 188-194.

Merkle, S.A.; Feret, P.P.; Croxdale, J.G.; Sharik, T.L. 1980. Development of floral primordia in white oak. Forest Sci. 26: 238-250.

Meyen, S.V. 1984. Basic features of Gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record. Bot. Rev. 50: 1-111.

Michalski, L. 1967. Growth regulators in the pollen of pine. Acta Soc. Bot. Pol. 36: 475-481.

Migita, K. 1960a. [Effects of soil water moisture on the flower bud formation of sugi seedlings.] J. Jpn. For. Soc. 42: 27-28.

Migita, K. 1960b. Influence of shading and daylength on the flower bud formation of Sugi (Cryptomeria japonica) seedlings. J. Jpn. For. Soc. 42: 49-51.

Mikami, S.; Asakawa, S.; Iizuka, M.; Yokoyama, T.; Nagao, A.; Takehana, S.; Kaneko, T. 1979. Flower induction in Japanese larch, Larix leptolepis Gord. Jpn. For. Prod. Res. Inst. For. Bull. 307: 9-24.

Mikkola, L. 1969. Observations on inter-specific sterility in Picea. Ann. Bot. Fenn. 6: 285-339.

Miller, C.N., Jr. 1977. Mesozoic conifers. Bot. Rev. 43: 217-280.

Miller, C.N., Jr. 1982. Current status of Paleozoic and Mesozoic conifers. Paleobot. Palynol. 37: 99-114.

Mirov, N.T. 1951. Inducing early production of pine pollen. USDA Fores Serv., Calif. For. & Range Exp. Stn. For. Res. Notes No. 80. 3 p.

Mirov, N.T. 1956. Photoperiod and flowering of pines. Forest Sci. 2: 328-332.

Mogensen, H.L. 1975. Ovule abortion in Quercus (Fagaceae). Am. J. Bot. 62: 160-165.

Moir, R.B.; Fox, D.P. 1975. Male meiosis in Sitka spruce, Picea sitchensis (Bong.) Carr. Silvae Genet. 24: 187-192.

Mosely, M.F. 1943. Contributions to the life history, morphology, and physiology of Widdringtonia cupressoides. Lloydia 6: 109-132.

Muelder, D.W.; Hansen, J.H. 1961. Observations on cone bearing of Sequoia sempervirens. Calif. Agric. Exp. Stn. Berkeley, Calif. Bull. No. 26. 6 p.

Mulcahy, G.B.; Mulcahy, D.L.; Pfahler, P.L. 1982. The effect of delayed pollination in Petunia hybrida. Acta. Bot. Neerl. 31: 97-103.

Muller, G. 1977. Cross-fertilization in a conifer stand inferred from enzyme gene-markers in seeds. Silvae Genet. 126: 223-226.

Muller-Olsen, C.; Simak, M. 1954. X-ray photography employed in germination analysis of Scots pine (Pinus sylvestris L.). Medd. Stat. Skogsforskn-Inst. 19 p.

Nagao, A. 1983a. [Effects of different light spectral compositions on floral initiation in Chamaecyparis obtusa seedlings under various temperature conditions.] J. Jpn. For. Soc. 65: 233-236.

Nagao, A. 1983b. [Differences of flower initiation of Cryptomeria japonica under various alternating temperatures.] J. Jpn. For. Soc. 65: 335-338.

Nagao, A.; Sasaki, S. 1981. Effects of temperature and light on promotion of strobilus of Cryptomeria japonica and Chamaecyparis obtusa. Pages 103-144 in Krugman, S.L.; Katsuta, M., eds. Proc. Symp. Flowering Physiology. 17th IUFRO World Cong., Kyoto, Japan. Jpn. For. Tree Breeding Assoc., Tokyo.

Nagaraj, M. 1952. Floral morphology of Populus deltoides and P. tremuloides. Bot. Gaz. 114: 222-243.

Nakai, I.; Fujimoto, H.; Inamori, Y. 1976. [Studies on the cross-breeding of genus Pinus. (II). On the process of fertilization in the interspecific pollination of Pinus thunbergii Parl. with P. densiflora Sieb. et Zucc. and other pine species.] Kyoto Univ. Jpn. For. Bull. 48: 31-45.

Nanda, K.K. 1962. Some observations on growth, branching behaviours, and flowering of Teak (Tectonia grandis L.F.) in relation to light. Indian Forester 88: 207-218.

Nanson, A. 1965. Stimulation de la production de strobiles femelles dans un verger à graines de Pinus sylvestris L. par application d'engrais. Silvae Génét. 14: 94-97.

Nemec, A. 1956. [Improving the seeding of Fagus sylvatica by soil improvement.] Prace vyzkum Ust. lesn. CSR 11: 5-25.

Nettancourt, D. de. 1977. Incompatibility in Angiosperms. Springer Verlag, New York.

Nielsen, P.C.; Schaffalitzky de Muckadell, M. 1954. Flower observations and controlled pollinations in Fagus. Silvae Genet. 3: 6-17.

Nienstaedt, H.; Kriebel, H.B. 1955. Controlled pollination of eastern hemlock. Forest Sci. 1: 115-120.

Niklas, K.J. 1981. Airflow patterns around some early seed plant ovules and cupules: Implications concerning efficiency in wind pollination. Am. J. Bot. 68: 635-650.

Niklas, K.J. 1982. Simulated and empiric wind pollination patterns of conifer ovulate cones. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 79: 510-514.

Niklas, K.J. 1983. The influence of Paleozoic ovule and cupule morphologies on wind pollination. Evolution 37: 968-986.

Niklas, K.J. 1984. The motion of wind-borne pollen grains around conifer ovulate cones: Implications for wind pollination. Am. J. Bot. 71: 356-374.

Niklas, K.J.; Norstog, K. 1984. Aerodynamics and pollen grain depositional patterns on cycad megastrobili: Implications for the reproduction of three Cycad genera (Cycas, Dioon, and Zamia). Bot. Gaz. 145: 92-104.

Niklas, K.J.; Paw U, K.T. 1982. Pollination and airflow patterns around ovulate cones. Science 217: 442-444.

Niklas, K.J.; Paw U, K.T. 1983. Conifer ovulate cone morphology: Implications on pollen impaction patterns. Am. J. Bot. 70: 568-577.

Nitsch, J.P. 1963. Fruit development. Pages 361-394 in Maheshwari, P., ed. Recent advances in the embryology of Angiosperms. Catholic Press, Ranchi, India.

Nygaard, P. 1973. Nucleotide metabolism during pine pollen germination. Physiol. Plant. 28: 361-371.

Ogden, E.C.; Lewis, D.M. 1960. Airborne pollen and fungus spores of New York State. N.Y. State Mus., Bull. No. 378. 103 p.

Ohba, K.; Iwakawa, M.; Okada, Y.; Murai, M. 1971. Paternal transmission of a plastid anomaly in some reciprocal crosses of Sugi, Cryptomeria japonica D. Don. Silvae Genet. 20: 101-107.

Olsson, U. 1975. On the size and micro-structure of pollen grains of Quercus robur and Q. petraea (Fagaceae). Bot. Notiser 128: 256-264.

Orr-Ewing, A.L. 1954. Inbreeding experiments with Douglas-fir. For. Chron. 30: 7-16.

Orr-Ewing, A.L. 1956. Controlled pollination techniques for the Douglas-fir. Forest Sci. 7: 251-257.

Orr-Ewing, A.L. 1957. A cytological study of the effects of self-pollination on Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco. Silvae Genet. 6: 179-185.

Orr-Ewing, A.L. 1965. Inbreeding and single crossing in Douglas-fir. Forest Sci. 11: 279-290.

Ottley, A.M. 1909. The development of the gametophytes and fertilization in Juniperus communis and Juniperus virginiana. Bot. Gaz. 48: 31-46.

Owens, J.N. 1969. The relative importance of initiation and early development on cone production in Douglas-fir. Can. J. Bot. 47: 1039-1049.

Owens, J.N. 1973. Reproductive patterns in confiers. In Sexual reproduction of conifers. Academy of Sciences of the USSR. (Siberian branch, Biological Institute.) Forest and Wood Institute, All-Union symposium.

Owens, J.N. 1980. Reproductive biology of conifers. Pages 77-92 in Dancik, B.P.; Higgenbotham, K.O., eds. Proc. Sixth North Amer. Forest Biol. Workshop. Univ. Alta., Edmonton.

Owens, J.N. 1982. Pollen management through phenological control of development. Pages 39-48 in Pollard, D.F.W.; Edwards, D.G.; Yeatman, C.W., eds. Proc. 18th Mtg. Can. Tree Improv. Assoc. Pt. 2. Duncan, B.C. 1981. Environ. Can. Can. For. Serv., Petawawa Nat. For. Inst.

Owens, J.N. 1984a. Bud development in mountain hemlock (Tsuga mertensiana). II. Cone-bud differentiation and predormancy development. Can. J. Bot. 62: 484-494.

Owens, J.N. 1984b. Bud development in grand fir (Abies grandis). Can. J. Forest Res. 14: 575-588.

Owens, J.N.; Blake, M.D. 1983. Pollen morphology and development of the pollination mechanisms in Tsuga heterophylla and T. mertensiana. Can. J. Bot. 61: 3041-3048.

Owens, J.N.; Blake, M.D. 1984. The pollination mechanism of Sitka spruce (Picea sitchensis). Can. J. Bot. 62: 1136-1148.

Owens, J.N.; Molder, M. 1971a. Pollen development in Douglas-fir (Pseudotsuga menziesii). Can. J. Bot. 49: 1263-1266.

Owens, J.N.; Molder, M. 1971b. Meiosis in conifers: prolonged pachytene and diffuse diplotene stages. Can. J. Bot. 49: 2061-2064.

Owens, J.N.; Molder, M. 1974a. Bud development in western hemlock. II. Initiation and early development of pollen cones and seed cones. Can. J. Bot. 52: 283-294.

Owens, J.N.; Molder, M. 1974b. Yellow cedar cone production. B.C. Forest Serv. Res. Notes E.P. 730 No. 68 4 pp.

Owens, J.N.; Molder, M. 1975a. Development of long-shoot terminal buds of Pinus contorta spp. contorta. Pages 85-104 in Daumgartner, D.M., ed. Proc. Management of Lodgepole Pine Ecosystems Symp. Washington State Univ.

Owens, J.N.; Molder, M. 1975b. Pollination, female gametophyte, and embryo and seed development in yellow cedar (Chamaecyparis nootkatensis). Can. J. Bot. 53: 186-199.

Owens, J.N.; Molder, M. 1975c. Sexual reproduction of mountain hemlock (Tsuga mertensiana). Can. J. Bot. 43: 1811-1826.

Owens, J.N.; Molder, M. 1976. Bud development in Sitka spruce. II. Cone differentiation and early development. Can. J. Bot. 54: 766-779.

Owens, J.N.; Molder, M. 1977a. Vegetative bud development and cone differentiation in Abies amabilis. Can. J. Bot. 55: 992-1008.

Owens, J.N.; Molder, M. 1977b. Development of long-shoot terminal buds of western white pine (Pinus monticola). Can. J. Bot. 55: 1308-1321.

Owens, J.N.; Molder, M. 1977c. Seed-cone differentiation and sexual reproduction in western white pine (Pinus monticola). Can. J. Bot. 55: 2574-2590.

Owens, J.N.; Molder, M. 1977d. Sexual reproduction of Abies amabilis. Can. J. Bot. 55: 2653-2667.

Owens, J.N.; Molder, M. 1977e. Bud development in Picea glauca. II. Cone differentiation and early development. Can. J. Bot. 55: 2746-2760.

Owens, J.N.; Molder, M. 1977f. Cone induction in yellow cypress (Chamaecyparis nootkatensis) by gibberellin A_9 and the subsequent development of seeds within the induced cones. Can. J. Forest Res. 7: 605-613.

Owens, J.N.; Molder, M. 1977g. The times and patterns of cone differentiation in western conifers. In Proc. Third World Consultation on Forest Tree Breeding. CSIRO, Canberra, Australia. 6 p.

Owens, J.N.; Molder, M. 1979a. Sexual reproduction of white spruce (Picea glauca). Can. J. Bot. 57: 152-169.

Owens, J.N.; Molder, M. 1979b. Bud development in Larix occidentalis. II. Cone differentiation and early development. Can. J. Bot. 57: 1557-1572.

Owens, J.N.; Molder, M. 1979c. Sexual reproduction of Larix occidentalis. Can. J. Bot. 57: 2673-2690.

Owens, J.N.; Molder, M. 1979d. The times and patterns of cone differentiation in western North American conifers. Pages 25-32 in Bonnor, F., ed. Proc. Symp. Flowering and Seed Development in Trees. IUFRO. 1978. Miss. State Univ. USDA Forest Serv. Southern Forest Exper. Stn.

Owens, J.N.; Molder, M. 1980a. Sexual reproduction of Sitka spruce (Picea sitchensis). Can. J. Bot. 58: 886-901.

Owens, J.N.; Molder, M. 1980b. Sexual reproduction in western red cedar (Thuja plicata). Can. J. Bot. 58: 1376-1393.

Owens, J.N.; Molder, M. 1984a. The reproductive cycles of western red cedar and yellow cedar. B.C. Min. Forest Inf. Serv. Br. Victoria. 28 p.

Owens, J.N.; Molder, M. 1984b. The reproductive cycle of lodgepole pine. B.C. Min. Forest Inf. Serv. Br., Victoria. 29 p.

Owens, J.N.; Molder, M. 1984c. The reproductive cycle of interior spruce. B.C. Min. Forest Inf. Serv. Br., Victoria. 30 p.

Owens, J.N.; Molder, M. 1984d. The reproductive cycles of western and mountain hemlock. B.C. Min. Forest Inf. Sev. Br., Victoria. 34 p.

Owens, J.N.; Molder, M. 1985. The reproductive cycles of the true firs. B.C. Min. Forest Inf. Serv. Br., Victoria. (in press).

Owens, J.N.; Pharis, R.P. 1967. Initiation and ontogeny of the microsporangiata cone in Cupressus arizonica in response to gibberellin. Am. J. Bot. 54: 1260-1272.

Owens, J.N.; Pharis, R.P. 1971. Initiation and development of western red cedar cones in response to gibberellin induction and under natural conditions. Can. J. Bot. 49: 1165-1175.

Owens, J.N.; Simpson, S.J. 1982. Further observations on the pollination mechanism and seed production of Douglas-fir. Can. J. Forest Res. 12: 431-434.

Owens, J.N.; Singh, H. 1982. Vegetative bud development and the time and method of cone initiation in subalpine fir (Abies lasiocarpa). Can. J. Bot. 60: 2249-2262.

Owens, J.N.; Smith, F.H. 1964. The initiation and early development of the seed cone of Douglas-fir. Can. J. Bot. 42: 1031-1047.

Owens, J.N.; Smith, F.H. 1965. Development of the seed cone of Douglas-fir following dormancy. Can. J. Bot. 43: 317-332.

Owens, J.N.; Molder, M.; Langer, H. 1977. Bud development in Picea glauca. I. Annual growth cycle of vegetative buds and shoot elongation as they relate to date and temperature sums. Can. J. Bot. 55: 2728-2745.

Owens, J.N.; Simpson, S.; Molder, M. 1980. The pollination mechanism in yellow cypress (Chamaecyparis nootkatensis). Can. J. Forest Res. 10: 564-572.

Owens, J.N.; Simpson, S.J.; Molder, M. 1981a. The pollination mechanism and the optimal time of pollination in Douglas-fir (Pseudotsuga menziesii). Can. J. Forest Res. 11: 36-50.

Owens, J.N.; Simpson, S.J.; Molder, M. 1981b. Sexual reproduction of Pinus contorta. I. Pollen development, the pollination mechanism, and early ovule development. Can. J. Bot. 59: 1828-1843.

Owens, J.N.; Simpson, S.J.; Molder, M. 1982. Sexual reproduction of Pinus contorta. II. Postdormancy ovule, embryo, and seed development. Can. J. Bot. 60: 2071-2083.

Owens, J.N.; Webber, J.E.; Ross, S.D.; Pharis, R.P. 1985. Interaction between gibberellin $A_{4/7}$ and rootpruning on the reproductive and vegetative processes in Douglas-fir. III. Effects on anatomy of shoot elongation and terminal bud development. Can. J. Forest Res. 15: 354-364.

Owens, J.N.; Webber, J.E.; Ross, S.D.; Pharis, R.P. Interaction between gibberellin $A_{4/7}$ and root-pruning on the reproductive and vegetative procession Douglas-fir. IV. Effects on anatomy of lateral bud development. Can. J. Forest Res. (Submitted).

Owston, P.W. 1969. The shoot apex in eastern white pine: its structure, seasonal development and variation within the crown. Can. J. Bot 47: 1181-1188.

Perfil'ev, V.W. 1962. Relation between calcium content in the ash of apple shoots and the capacity of trees for forming fruit buds. Sov. Pl. Physiol. 9: 292-293.

Pettitt, J.M. 1977a. Detection in primitive gymnosperms of proteins and glyco-proteins of possible significance in reproduction. Nature 266: 530-632.

Pettitt, J.M. 1977b. The megaspore wall in gymnosperms: ultrastructure in some zooidogamous forms. Proc. Roy. Soc. Lond. B. 195: 497-515.

Pettitt, J.M. 1979. Precipitation reactions occur between components of the ovule tissues in primitive gymnosperms. Ann. Bot. 44: 369-371.

Pettitt, J.M. 1982. Ultrastructural and immunocytochemical demonstration of gametophytic proteins in the pollen tube wall of the primitive gymnosperms Cycas. J. Cell. Sci. 57: 189-213.

Phares, R.E.; Rogers, N.F. 1962. Improving shortleaf pine seed production. J. For. 60: 322-324.

Pharis, R.P. 1976. Manipulation of flowering in conifers through the use of plant hormones. Pages 265-282 in Miksche, M.P., ed. Modern methods in forest genetics. Springer Verlag, New York.

Pharis, R.P. 1977. Interaction of native or exogenous plant hormones in the flowering of woody plants. Pages 343-360 in Schuttle, H.R.: Gross, D., eds. Proc. Conf. Regulation of developmental processes in plants. Halle, DDR.

Pharis, R.P.; Kuo, C.G. 1977. Physiology of gibberellins in conifers. Can. J. Forest Res. 7: 299-325.

Pharis, R.P.; Morf, W. 1967. Experiments on the precocious flowering of western red cedar and four species of Cupressus with gibberellins A_3 and $A_{4/7}$ mixture. Can. J. Bot. 45: 1519-1524.

Pharis, R.P.; Morf, W. 1969. Precocious flowering of coastal and giant redwoods with gibberellin A_3, $A_{4/7}$, and A_{13}. BioScience 19: 719-720.

Pharis, R.P.; Morf, W. 1970. Sexuality in conifers: Effects of photoperiod and gibberellin concentration on the sex of gibberellin-induced strobili of western red cedar (Thuja plicata Donn.). Pages 85-89 in Zeszyty Naukowe Uniwersytetu Mikolaja Kopermika W. Toruniu, Nauki Matematyczmo-Przyrodnicze-Zeszyt 23 - Biologia.

Pharis, R.P.; Ross, S.D. 1976. Gibberellins: their potential uses in forestry. Outlook on Agriculture 9: 82-87.

Pharis, R.P.; Ross, S.D. 1985. The hormonal promotion of flowering in the Pinaceae. In Halevy, A.H., ed. Handbook of flowering. CRC Press Inc. Boca Raton, Florida. Vol. 5. (In press).

Pharis, R.P.; Ruddat, M.D.E.; Phillips, C.C.; Heftmann, E. 1965. Precocious flowering of Arizona cypress with gibberellin. Can. J. Bot. 43: 923-927.

Pharis, R.P.; Crozier, A.; Reid, D.M.; Kuo, C.C. 1969. Activity of gibberellin A_{24} in 10 plant bioassays. Can. J. Bot. 47: 815-820.

Pharis, R.P.; Ruddat, M.D.E.; Glenn, J.L.; Morf, W. 1970. A quantitative requirement for long day in the induction of staminate strobili by gibberellin in the conifer Cupressus arizonica. Can. J. Bot. 48: 653-658.

Pharis, R.P.; Wample, R.L.; Kamienska, A. 1975. Growth, development, and sexual differentiation in Pinus with emphasis on the role of the plant

hormone, gibberellin. Pages 106-134 in Baumgartner, D.M., ed. Management of lodgepole pine ecosystems. Washington State Univ.

Pharis, R.P.; Ross, S.D.; McMullan, E. 1980. Promotion of flowering in the Pinaceae by gibberellins. III. Seedlings of Douglas-fir. Physiol. Plant. 50: 119-126.

Philippis, A. de; Magini, E.; Piussi, P. 1966. Biological effects of tapping research on Pinus pinea, P. pinaster, and P. sylvestris. Ann. Acad. Ital. Sci. For. 15: 435-570.

Philipson, J.J. 1983. The role of gibberellin $A_{4/7}$, heat, and drought in the induction of flowering in Sitka spruce. J. Exp. Bot. 34: 291-302.

Picton, J.M.; Steer, M.W. 1982. A model for the mechanism of tip extension in pollen tubes. J. Theor. Biol. 98: 15-20.

Pierard, D.; Jacqmard, A.; Bernier, G. 1977. Changes in the protein composition of the shoot apical bud of Sinapsis alba in transition to flowering. Physiol. Plant. 21: 254-258.

Pierard, D.; Jacqmard, A.; Bernier, G.; Salmon, J. 1980. Appearance and disappearance of proteins in the shoot apical meristem of Sinapsis alba in transition to flowering. Planta 150: 397-405.

Pitcher, J.A. 1972. Repeated fertilization fails to stimulate cone production in young loblolly pine stand. Tree Planter's Notes 23: 28-30.

Pjatnitsky, S.S. 1947. [On pollination in oaks and the germination of pollen on the stigmas]. Dokl. Akad. Nauk. S.S.S.R. 56: 545-547.

Plym Forshell, C. 1974. Seed development after self-pollination and cross-pollination of Scots pine, Pinus sylvestris L. Stud. For. Suec. 118: 1-37.

Pollard, D.F.W.; Portlock, F.T. 1981a. Effect of temperature on strobilus production in gibberellin-treated seedlings of western hemlock. Can. Forestry Serv. Res. Notes 1: 21-22.

Pollard, D.F.W.; Portlock, F.T. 1981b. Response of strobilus production to gibberellin and fertilizer treatment in a young western hemlock clone bank on western Vancouver Island. Can. For. Serv. Res. Notes. 1: 27-28.

Pollard, D.F.W.; Portlock, F.T. 1983. Timing and duration effects of gibberellin and fertilizer treatment on strobilus production in young western hemlock. Can. For. Serv. Res. Notes. 3: 3-5.

Pollard, D.F.W.; Portlock, F.T. 1984. The effects of photoperiod and temperature on gibberellin $A_{4/7}$ induced strobilus production of western hemlock. Can. J. Forest Res. 14: 291-294.

Pond, J.D. 1936. Girdling for seed production. J. For. 34: 78-79.

Ponder, F., Jr. 1979. Fertilization and release increase nut production of pole size black walnut. Pages 138-144 in Bonnor, F., ed. Proc. Symp. Flowering and seed development in trees. IUFRO, 1978, Miss. State Univ. USDA Forest Serv., Southern For. Exper. Stn.

Popnikola, N. 1971. Study of the morphological and physiological characteristics of pollen of Abies alba in relation to its hybridization. Sum. List 95: 291-308.

Powell, G.R. 1970. Postdormancy development and growth of microsporangiate and magasporangiate strobili in Abies balsamea. Can. J. Bot. 48: 419-428.

Powell, G.R. 1972. Some observations on the transition from female bearing to male bearing in balsam fir. Pages 18-26 in Proc. 19th Northeast Forest Tree Improv. Conf., Orono, Maine.

Powell, G.R. 1974. Initiation and development of lateral buds in Abies balsamea. Can. J. Forest Res. 4: 458-469.

Powell, G.R. 1977a. Patterns of development in Abies balsamea crowns and effects of magastrobilus production on shoots and buds. Can. J. Forest Res. 7: 498-509.

Powell, G.R. 1977b. Biennial strobilus production in balsam fir: a review of its morphogenesis and a discussion of its apparent physiological basis. Can. J. Forest Res. 7: 547-555.

Powell, G.R. 1979. Influence of position in the crown on cone size and seed yield of Abies balsamea. Pages 122-137 in Bonnor, F., ed. proc. Symp. Flowering and seed development in trees. IUFRO, 1978, Miss. State Univ. USDA Forest Serv. Southern For. Exper. Stn.

Powell, G.R.; Tosh, K.J.; Remphrey, W.R. 1984. Occurrence and distribution of cones borne laterally on long shoots of Larix laricina. Can. J. Bot. 62. 771-777.

Puritch, G.S. 1972 (rev. 1977). Cone production in conifers. A review of the literature and evaluation of research needs; with an economic analysis by Vyse, A.H. Dep. Environ. Can. Can. Forestry Serv., Pacific Forest Res. Centre, Rep. BC-X-65. 94 p.

Puritch, G.S.; McMullan, E.E.; Meagher, M.D.; Simmons, C.S. 1979. Hormonal enhancement of cone production in Douglas-fir grafts and seedlings. Can. J. Forest Res. 9: 193-200.

Quinn, C.J. 1966a. Gametophyte development and embryogeny in Podocarpaceae. III. Dacrydium bidwilii. Phytomorphology 16: 81-91.

Quinn, C.J. 1966b. Gametophyte development and embryogeny in the Podocarpaceae. IV. Dacrydium colensoi: General conclusions. Phytomorphology 16: 199-211.

Quirk, J.T. 1973. Cone production stimulus related to transplanting in red pine. Silvae Genet. 22: 71-72.

Rawal, S.K.; Agrawal, D.C. 1982. Gibberellins in flowering and non-flowering trees of Pinus caribaea. Indian Forester 108: 62-65.

Reeve, D.R.; Crozier, A. 1975. Gibberellin bioassays. Pages 35-64 in Krishnamoorthy, H.M., ed. Gibberellins and plant growth. John Wiley (Eastern) Ltd., New Delhi.

Regal, P.J. 1982. Pollination by winds and by animals: Ecology of geographic patterns. ARES 13: 497-524.

Rehfeldt, G.E.; Stage, A.R.; Bingham, R.T. 1971. Strobili development in western white pine: periodicity, prediction, and association with weather. Forest Sci. 17: 454-461.

Remrod, J. 1972. [Trials on the induction of flowering in a spruce seed orchard]. Pages 160-178 in Foreningen Skogstradsforadling Institutet for Skogsforbattring arsbok.

Reukema, D.L. 1961. Seed production of Douglas-fir increased by thinning. USDA Forest Serv., Pacific Northwest For. Range Exper. Stn. Res. Note No. 210, 5 p.

Ritchie, G.A. 1966. Phenology and ontogeny of the reproductive and primary vegetative structures of Abies amabilis and Abies procera. M.Sc. Thesis, Univ. Washington, Seattle. 115 p.

Ritchie, G.A.; Hinckley, T.M. 1975. The pressure chamber as an instrument for ecological research. Adv. Ecol. Res. 9: 165-254.

Romasov, N.W. 1957. [Laws of fruiting of the oaks.] Bot. Zh. SSSR 42: 41-56.

Romberger, J.A.; Gregory, R.A. 1974. Analytical morphogenesis and the physiology of flowering in trees. Pages 132-147 in Proc. 3rd. North American Forest Biol. Workshop.

Rosen, W.G. 1968. Ultrastructure and physiology of pollen. Ann. Rev. Plant Phys. 19: 435-462.

Ross, S.D. 1975. Effects of gibberellins and girdling on flowering and seed production by young Douglas-fir grafts. For. Res. Tech. Rep. 50/5330/75/14. Weyerhauser Corp. 8 p.

Ross, S.D. 1976. Differential flowering responses by young Douglas-fir and equi-sized seedlings to gibberellins and auxins. Acta Hort. 56: 163-168.

Ross, S.D. 1978. Influences of gibberellins and cultural practices on early flowering of Douglas-fir seedlings and grafts. Pages 997-1107 in Proc. Third World Consult. Forest Tree Breeding. 1977. Vol. 2, CSIRO, Canberra, Australia.

Ross, S.D. 1979. Evaluation of foliar spray formulations for seed orchard application of gibberellins. For. Res. Tech. Rep. 042-3001/79/10. Weyerhauser Corp. 12 p.

Ross, S.D. 1983a. Enhancement of shoot elongation in Douglas-fir by gibberellin $A_{4/7}$ and its relation to the hormonal promotion of flowering. Can. J. Forest Res. 13: 986-994.

Ross, S.D. 1983b. Optimization of gibberellin A_3 treatments for enhancing yields in seed orchards of western red cedar and yellow cedar. B.C. Min. Forests, Res. Br. Prog. Rep. File No. EP 935.03. 26 p.

Ross, S.D.; Greenwood, M.S. 1979. Promotion of flowering in the Pinaceae by gibberellins. II. Grafts of mature and immature Pinus taeda. Physiol. Plant. 45: 207-210.

Ross, S.D.; Pharis, R.P. 1976a. Promotion of flowering in the Pinaceae by gibberellins. I. Sexually mature, non-flowering grafts of Douglas-fir. Physiol. Plant. 36: 182-186.

Ross, S.D.; Pharis, R.P. 1976b. Progress in the promotion of early flowering in Douglas-fir by gibberellins. For. Res. Tech. Rep. 50/3001/76/32. Weyerhauser Corp. 8 p.

Ross, S.D.; Pharis, R.P. 1982. Recent developments in enhancement of seed production in conifers. Pages 26-38 in Pollard, D.F.W.; Edwards, D.G.; Yeatman, C.W., eds. Proc. 18th Mtg. Can. Tree Improvement Assoc., Duncan, B.C. 1981. Part 2. Can. For. Serv., Ottawa.

Ross, S.D.; Pharis, R.P. 1985. Flower induction in crop trees: Different mechanisms and techniques with special reference to conifers. In Cannell, M.G.R. et al., eds. Attributes of Trees as Crop Plants. Institute of Terrestrial Ecology, Monks Wood Exp. Sta., Abbots Ripton, Huntingdon, England. (In press).

Ross, S.D.; Pharis, R.P.; Heaman, J.C. 1980. Promotion of cone and seed production in grafted and seedling Douglas-fir seed orchards by application of gibberellin $A_{4/7}$ mixture. Can. J. Forest Res. 10: 464-469.

Ross, S.D.; Piesch, R.F.; Portlock, F.T. 1981. Promotion of cone and seed production in rooted ramets and seedlings of western hemlock by gibberellins and adjunct cultural treatments. Can. J. Forest Res. 11: 90-98.

Ross, S.D.; Pharis, R.P.; Binder, W.D. 1983. Growth regulators and conifers: Their physiology and potential uses in forestry. Pages 35-78 in Nickell, L.G., ed. Plant Growth Regulating Chemicals, Vol. 2. CRC Press, Boca Raton, Fla.

Ross, S.D.; Bollman, M.; Pharis, R.P.; Sweet, G.B. 1984. Gibberellin $A_{4/7}$ and the promotion of flowering in a conifer, Pinus radiata: Effects on the partitioning of photoassimilate within the bud during promordia initiation. Plant. Physiol. (in press).

Ross, S.D.; Webber, J.E.; Pharis, R.P.; Owens, J.N. 1985. Interaction between gibberellin $A_{4/7}$ and root pruning on the reproductive and vegetative process in Douglas-fir. I. Effects on flowering. Can. J. Forest Res. 15: 341-347.

Rottink, B.A. 1982. Flower induction in rooted cuttings of western hemlock. Abstract No. 7 in Proc. Western For. Genet. Assoc. Ann. Mtg. 1982, Corvallis, Ore.

Roy Chowdhury, C. 1961. The morphology and embryology of Cedrus deodara Loud. Phytomorphology 11: 283-304.

Roy Chowdhury, C. 1962. The embryogeny of conifers: A review. Phytomorphology 12: 313-338.

Ryynanen, L. 1978. [Quality of pollen from Finnish broadleaves]. Folia Forestalia, Inst. For. Fenn. No. 366. 12 p.

Sacher, J.A. 1954. Structure and seasonal activity of the shoot apices of Pinus lambertiana and Pinus ponderosa. Am. J. Bot. 41: 749-759.

Sachs, R.M. 1977. Nutrient diversion: an hypothesis to explain the chemical control of flowering. Hort. Sci. 12: 220-222.

Saito, H.; Takeoka, M. 1983. [Pollen production in 60-year old plantations of Chamaecyparis obtusa.] J. Jpn. Ecol. 33: 365-373.

Sarvas, R. 1957. Studies on the seed setting of Norway spruce. Medd. Nor. Skogsforóksvers 14: 529-556.

Sarvas, R. 1962. Investigations on the flowering and seed crop of Pinus sylvestris. Inst. For. Fenn. 53: 1-198.

Sarvas, R. 1965. The annual period of development of forest trees. Tiedeaketamia. Sitzungsber. Finn. Acad. Wiss. 1965: 211-231.

Sarvas, R. 1967. Pollen dispersal within and between subpopulations: role of isolation and migration in microevolution of tree species. Pages 332-345 in Proc. 14th Congr. IUFRO. Part 3.

Sarvas, R. 1968. Investigations on the flowering and seed crop of Picea abies. Commun. Inst. For. Fenn. 67. 84 p.

Sarvas, R. 1972. Investigations on the annual cycle of development of forest trees: Active period. Commun. Inst. For. Fenn. 76: 1-110.

Sarvas, R. 1974. Investigations on the annual cycle of development of forest trees. II. Autumn dormancy and winter dormancy. Commun. Inst. Forest. Fenn. 84: 1-101.

Sato, K. 1963. Some physiological actions of gibberellins on forest trees. FAO World Consult. For. Genet., Stockholm. FAO/FORGEN 63/-5/2:1-11.

Scheffer, T.C.; Hedgcock, G.G. 1955. Injury to northwestern forest trees by SO_2 from smelters. USDA Forest Serv. Tech. Bull. No. 1117. 19 p.

Schmidtling, R.C. 1971. Cultivating and fertilizing stimulate precocious flowering in loblolly pines. Silvae Genet. 20: 220-221.

Schmidtling, R.C. 1974. Fruitfulness in conifers: nitrogen, carbohydrate, and genetic control. Pages 148-164 in Proc. Third North Am. For. Biol. Wkshp. Colorado State Univ., Fort Collins.

Schmidtling, R.C. 1975. Fertilizer timing and formulation affect flowering in a loblolly pine seed orchard. Pages 153-160 in Proc. 13th Southern For. Tree Impr. Conf. 1975.

Schnarf, K. 1933. Embryologie der Gymnospermen. Gebrüder Brontraeger, Berlin.

Schopf, J.M. 1943. The embryology of Larix. Ill. Biol. Monogr. 19. 97 p.

Schopmeyer, C.S. 1974. Seeds of woody plants in the United States. USDA Forest Serv. Handbook No. 450. 883 p.

Schubert, G.H. 1956. Effect of fertilizer on cone production of sugar pine. USDA Forest Serv. Central Forest Res. Exper. Stn. For. Res. Note No. 116. 4 p.

Schultz, R.P. 1971. Stimulation of flower and seed production in a young slash pine orchard. USDA Forest Serv., Res. Paper No. SE-91. 10 p.

Schwabe, W.W.; Al-Doori, A.H. 1973. Analysis of a juvenile-like condition affecting flowering in the black current (Ribes nigrum). J. Exp. Bot. 82: 969-981.

Searle, N.E. 1965. Physiology of flowering. Ann. Rev. Pl. Physiol. 16: 97-118.

Seido, K. 1979. [Formation and development of pollen and method for pollen collection in Abies veitchii Lindl.]. Yamasaki Pref. For. Exper. Stn. Bull. 15: 10-20.

Seido, K.; Osada, T. 1979. [Morphological development of female flower buds in Abies veitcheii Lindl.]. Yamasaki Pref. For. Exper. Stn. Bull. 15: 1-9.

Seitz, F.W. 1958. Frühtreibversuche mit Blühreisern der Aspe. Silvae Genet. 7: 102-195.

Sharp, W.M.; Chisman, H.H. 1961. Flowering and fruiting in the white oaks. I. Staminate flowering through pollen dispersal. Ecology 42: 365-372.

Shaw, G.R. 1914. The genus Pinus. Publ. Arnold Arboretum, Cambridge, Mass. 96 p.

Shearer, R.C.; Schmidt, W.G. 1970. Natural regeneration in ponderosa pine forests of western Montana. USDA Forest Serv. Res. Paper No. INT-86. 19 p.

Shen, H.H.; Rudin, D.; Lindgren, D. 1981. Study of the pollination pattern in a Scots pine seed orchard by means of isozyme analysis. Silvae Genet. 30: 7-15.

Shoulders, E. 1967. Fertilizer application, inherent fruitfulness, and rainfall affect flowering of longleaf pine. Forest Sci. 13: 376-383.

Shoulders, E. 1968. Fertilization increases longleaf and slash pine flower and cone crops in Louisiana. J. For. 66: 193-197.

Sidhu, S.S. 1983. Effects of simulated acid rain on pollen germination and pollen tube growth of white spruce (Picea glauca). Can. J. Bot. 61: 3095-3099.

Silen, R.R. 1962. Pollen dispersal conditions for Douglas-fir. J. For. 60: 790-795.

Silen, R.R. 1963. Effect of altitude on factors of pollen contamination of Douglas-fir seed orchards. J. For. 61: 281-283.

Silen, R.R. 1973. July-stimulated flowering in Douglas-fir. Forest Sci. 19: 288-290.

Simak, M. 1966. Mognadsprocessen hos tallfrö (Pinus sylvestris L.). Sveriges Skogsvförb. Tidskr. 4: 411-426. (Dep. For. Gen., Swedish Roy. Coll. For., Res. Notes No. 2).

Simak, M. 1979. Precocious flower induction in Pinus sylvestris. Pages 63-76 in Bonnor, F., ed. Flowering and seed development in trees. IUFRO, 1978. Miss. State Univ. USDA Forest Service, Southern For. Exper. Stn.

Simak, M.; Gustafsson, A. 1953a. Rontgenfotogratering av skogsträdsfoö. Skogn 5: 1-4.

Simak, M.; Gustafsson, A. 1953b. X-ray photography and sensitivity in forest tree species. Hereditas 39: 458-468.

Simak, M.; Gustafsson, A. 1954. [Seed properties in mother trees and grafts of Scots pine]. Medd. Stat. Skogsforskn.-inst. 42: 2: 1-73.

Simak, M.; Gustafsson, A. 1959. Röntgenanalys och det norrländska tallfröets kvalitesförbättring. Sv. Skogsv. fören. Tidskr. 57: 475-486.

Simak, M.; Kamra, S.K. 1963. Comparative studies on Socts pine seed germinability with tetrazolium and X-ray contrast method. Proc. Internat. Seed Testing Assn. 28: 3-18.

Simak, M.; Gustafsson, A.; Rautenberg, W. 1974. Meiosis and pollen formation in haploid Thuja plicata Oud. Hereditas 76: 227-238.

Simola, L.K. 1974. The ultrastructure of dry and germinating seeds of Pinus sylvestris L. Acta Bot. Finn. 103: 1-31.

Simpson, J.D.; Powell, G.R. 1981. Some factors influencing cone production on young black spruce in New Brunswick. For. Chron. 57: 267-269.

Singh, H. 1961. The life history and systematic position of Cephalotaxus drupacea Sieb. et Zucc. Phytomorphology 11: 153-197.

Singh, H. 1964. The proembryogeny of Cephalotaxus drupacea - A confirmation. Phytomorphology 14: 527-529.

Singh, H. 1978. Embryology of Gymnosperms. Gebrüder Borntraeger, Berlin. 302 p.

Singh, H.; Johri, B.M. 1972. Development of Gymnosperm seeds. Pages 21-75 in Kozlowski, T.T., ed. Seed biology. Vol. 1 Academic Press, New York.

Singh, H.; Owens, J.N. 1981a. Sexual reproduction of Engelmann spruce (Picea engelmannii). Can. J. Bot. 59: 793-810.

Singh, H.; Owens, J.N. 1981b. Sexual reproduction in subalpine fir (Abies lasiocarpa). Can. J. Bot. 59: 2650-2666.

Singh, H.; Owens, J.N. 1982. Sexual reproduction in grand fir (Abies grandis). Can. J. Bot. 60: 2197-2214.

Singh, H.; Owens, J.N.; Dietrich, H.F. 1983. Ultrastructure and development of the microsporangium of Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco. I. Dormant stages. Am. J. Bot. 70: 1272-1280.

Smith, J.H.G.; Walters, J.; Kozak, A. 1968. Influences of fertilizers on cone production and growth of young Douglas-fir, western hemlock, and western red cedar on the U.B.C. research forest. Univ. British Columbia Fac. For. Bull. No. 5.

Smith, W.H.; Stanley, R.G. 1969. Cone distribution in crowns of slash pine (Pinus elliottii Engelm.) in relation to stem, crown, and wood increment. Silvae Genet. 18: 86-91.

Snyder, E.B.; Clausen, K.E. 1974. Pollen handling. Pages 75-97 in Schopmeyer, C.S., ed. Seeds of woody plants in the United States. USDA Forest Serv. Agric. Handbook No. 450.

Somerville, J.G.; Sweet, G.B. 1978. Artificial pollination of Pinus radiata. Forest Res. Inst., Rotorua, For. Prod. Div., Genetics & Tree Improvement Int. Rep. No. 148. 10 p.

Sorensen, F.C. 1972. The seed orchard tree as a pollen sampler: A model and example. USDA Forest Serv. Res. Note No. PNW-175. 11 p.

Sorensen, F.C. 1982. The roles of polyembryony and embryo viability in the genetic system of conifers. Evolution 36: 725-733.

Sprague, J.R.; Johnson, V.W. 1977. Extraction and storage of loblolly pine (Pinus taeda) pollen. Pages 20-27 in Proc. 14th South. Forest Tree Improv. Conf.

Sprague, J.R.; Snyder, E.B. 1981. Extracting and drying pine pollen. Pages 33-36 in Franklin, E.C., ed. Pollen management handbook. USDA Forest Serv. Agric. Handbook No. 587.

Sprague, J.; Jett, J.B.; Zobel, B. 1979. The management of southern pine seed orchards to increase seed production. Pages 145-162 in Bonner, F., ed. Proc. Symp. Flowering and Seed Development in Trees. IUFRO, 1978, Miss. State Univ. USDA Forest Serv., Southern For. Exper. Stn.

Squillance, A.E.; Long, E.M. 1981. Proportion of pollen from nonorchard sources. Pages 15-19 in Franklin, E.C., ed. Pollen management handbook. USDA Forest Serv. Agri. Handbook No. 587.

Stairs, G.R. 1964. Microsporogenesis and embryogenesis in Quercus. Bot. Gaz. 125: 115-121.

Stanley, R.G. 1971. Pollen chemistry and tube growth. Pages 131-155 in Heslop-Harrison, J., ed. Pollen development and physiology. Butterworths, London.

Stanley, R.G.; Kirby, E.G. 1973. Shedding of pollen and seeds. Pages 295-340 in Kozlowski, T.T., ed. Shedding of plant parts. Academic Press, N.Y.

Stanley, R.G.; Linskens, H.F. 1974. Pollen: Biology, biochemistry, and management. Springer Verlag, New York. 307 p.

Stanley, R.G.; Poostchi, I. 1962. Endogenous carbohydrates, organic acids, and pine pollen viability. Silvae Genet. 11: 1-3.

Stanley, R.G.; Young, L.C.T. 1962. Desoxyribonucleic acid synthesis or turnover in non-dividing cells of Pinus. Nature 196: 1228-1229.

Starcenko, I.I. 1964. [Earlier fruiting of Picea abies]. Bot. Z. 49: 132-133.

Steffen, K. 1963. Fertilization. Pages 105-134 in Maheshwari, P., ed. Recent advances in the embryology of Angiosperms. Catholic Press, Ranchi, India.

Steinbrenner, E.C.; Duffield, J.W.; Campbell, R.K. 1960. Increased cone production of young Douglas-fir following nitrogen and phosphorous fertilization. J. For. 58: 105-110.

Stephens, G.R., Jr. 1961. Flower induction in woody plants. Ph.D. Thesis. Fac. Forestry, Yale Univ. 75 p.

Stephens, G.R., Jr. 1964. Stimulation of flowering in eastern white pine. Forest Sci. 10: 28-34.

Stephenson, A.G. 1980. Fruit set, herbivory, fruit reduction, and the fruiting strategy of Catalpa speciosa (Bignoniaceae). Ecology 61: 57-64.

Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. Ann. Rev. Ecol. Syst. 12: 253-279.

Stephenson, A.G.; Bertin, R.I. 1983. Male competition, female choice, and sexual selection in plants. Pages 109-149 in Real, L., ed. Pollination Biology. Academic Press, Toronto.

Sterling, C. 1963. Structure of the male gametophyte in gymnosperms. Biol. Rev. 38: 167-203.

Stettler, R.F. 1968. Irradiated mentor pollen: its use in remote hybridization of black cottonwood. Nature 219: 746-747.

Stettler, R.F.; Bawa, S.K. 1971. Experimental induction of haploid parthenogenesis in black cottonwood (Populus trichocarpa T. & G. ex Hook.) Silvae Genet. 20: 15-25.

Stettler, R.F.; Koster, R.; Steenackers, V. 1980. Interspecific crossability studies in poplars. Theor. Appl. Genet. 58: 273-282.

Stoate, T.N.; Mahood, I.; Crossin, E.C. 1961. Cone production in Douglas-fir (Pseudotsuga menziesii). Emp. For. Rev. 40: 104-110.

Sucoff, E. 1971. Timing and rate of bud formation in Pinus resinosa. Can. J. Bot. 49: 1821-1832.

Sulkinoja, M.; Valanne, T. 1980. Polyembryony and abnormal germination in Betula pubescens subsp. tortuosa. Rep. Kevo Subarctic Res. Sta. Finland. 16: 31-37.

Summerville, K.O.; Jett, J.B.; Davey, C.B. 1979. Conelet abortion in a longleaf seed orchard: fertilization and irrigation effects. Pages 187-196 in Bonner, F., ed. Proc. Symp. Flowering and seed development in trees. IUFRO, 1978, Miss. State Univ. USDA Forest Service, Southern For. Exper. Stn.

Sweet, G.B. 1973. Shedding of reproductive structures in forest trees. Pages 341-382 in Kozlowski, T.T., ed. Shedding of plant parts. Academic Press, New York.

Sweet, G.B. 1979. A physiological study of seed cone production in Pinus radiata. N.Z. J. For. Sci. 9: 20-33.

Sweet, G.B.; Bollman, M.P. 1970. Investigations into the causes of conelet drop in Pinus radiata in New Zealand. IUFRO, Sect. 22. Sexual Reprod. of For. Trees, Finland. N.Z. For. Serv. Rep. No. 439. ODC 161-166.

Sweet, G.B.; Bollman, M.P. 1971. Seasonal growth of the female strobilus in Pinus radiata. N.Z. J. For. Sci. 1: 15-21.

Sweet, G.B.; Bollman, M.D. 1972. Regional variation in Douglas-fir seed yields. N.Z. J. For. 17: 74-80.

Sweet, G.B.; Hong, S.O. 1975. Do gibberellins increase flower production in Pinus radiata? N.Z. For. Serv., Genet. & Tree Improvement Div. Int. Rep. No. 89. 10 p.

Sweet, G.B.; Hong, S.O. 1978. The role of nitrogen in relation to cone production in Pinus radiata. N.Z. J. For. Sci. 8: 225-238.

Sweet, G.B.; Krugman, S.L. 1978. Flowering and seed production problems - a new concept of seed orchards. Pages 749-759 in Proc. Third World Consult. For. Tree Breeding. Vol. 2. 1977, CSIRO, Canberra, Australia.

Sweet, G.B.; Lewis, P.N. 1969. A diffusible auxin from Pinus radiata pollen and its possible role in stimulating ovule development. Planta 89: 380-384.

Sweet, G.B.; Lewis, P.N. 1971. Plant growth substances in pollen of Pinus radiata at different levels of germination. N.Z. J. Bot. 9: 146-156.

Sweet, G.B.; Will, G.M. 1965. Precocious male cone production associated with low nutrient status in clones of Pinus radiata. Nature 196: 739.

Sziklai, O. 1963. Variation and inheritance of some physiological and morphological traits in Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco. Ph.D. Thesis. University of British Columbia, Vancouver.

Tahara, M. 1937. Contributions to the morphology of Sciadopitys verticillata. Cytologia: Fujii Jubilee Vol., 14-19.

Tahara, J. 1940. [Embryogeny of Torreya nucifera.] Bot. Mag., Tokyo 54: 469-472.

Takao, A. 1960. [Histochemical studies on embryogenesis of Pinus thunbergii.] Parl. Bot. Mag., Tokyo 73: 379-388.

Tanaka, K. 1956. The pollen germination and pollen tube growth in Pinus densiflora Sieb. et Zucc. II. The tube growth and tub nucleus. Tohoku Univ. Sci. Rep. Biol. 22: 219-224.

Tauber, H. 1965. Differential pollen dispersion and the interpretation of pollen diagrams. Dan. Geol. Unders. [Afh.], Rache 2 No. 89: 1-70.

Tauber, H. 1967. Differential pollen dispersion and filtration. Pages 131-141 in Cushing, E.J.; Wright, H.E., eds. Quaternary Paleoecology. Yale Univ. Press, New Haven, Conn.

Tauber, H. 1977. Investigations of aerial pollen transport in a forested area. Dan. Bot. Ark. 32: 1-121.

Thomas, M.J.; Chesnoy, L. 1969. Observations relatives aux mitochondries Feulgen positives de la zone périnucléaire de l'oosphère du Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco. Rev. Cytol. Biol. Végét. 32: 165-182.

Thomson, R.B. 1945. "Polyembryony". Sexual and asexual embryo initiation and food supply. Trans. Roy. Soc. Can. Ser. 3. 39: 143-169.

Tompsett, P.B. 1977. Studies of growth and flowering in Picea sitchensis (Bong.) Carr. 1. Effects of growth regulator applications to mature scions on seedling rootstocks. Ann. Bot. 41: 1171-1178.

Tompsett, P.B. 1978a. Studies of growth and flowering in Picea sitchensis (Bong.) Carr. 2. Initiation and development of male, female, and vegetative buds. Ann. Bot. 42: 889-900.

Tompsett, P.B. 1978b. Effects of environmental and growth regulator treatments on the flowering of mature Sitka spruce. Pages 75-81 in Proc. Joint BCPC and BPGPG Symp. on Opportunities for Chemical Plant Growth Regulation. Oxford, England.

Tompsett, P.B.; Fletcher, A.M. 1977. Increased flowering of Sitka spruce (Picea sitchensis (Bong.) Carr.) in a polythene house. Silvae Genet. 26: 84-86.

Tompsett, P.B.: Fletcher, A.M. 1979. Promotion of flowering on mature Picea sitchensis by gibberellin and environmental treatments. The influence of timing and hormonal concentration. Physiol. Plant. 45: 112-116.

Tsukada, M. 1982. [Pollen deposition of Alnus rubra Bong.] Jpn. J. Ecol. 32: 405-414.

Turkel, H.S.; Rebuck, A.L.; Grove, A.R., Jr. 1955. Floral morphology of white oak. Pacific Agric. Exper. Stn. Bull. 593: 15 p.

Van Den Berg, D.A.; Lanner, R.M. 1971. Bud development in lodgepole pine. Forest Sci. 17: 479-486.

Van Vredenburch, C.L.H.; La Bastide, J.G.A. 1969. The influence of meteorological factors on the cone crop of Douglas-fir in the Netherlands. Silvae Genet. 18: 182-186.

Van Wyk, G. 1981. Pollen management of Eucalypts. Pages 84-88 in Franklin, E.C., ed. Pollen management handbook. USDA Forest Serv. Agric. Handbook No. 587.

Varnell, R.J. 1969. Female-strobilus production in a slash pine seed orchard following branch pruning. Pages 222-228 in Proc. Tenth Southern For. Tree Improv. Conf.

Varnell, R.J. 1970. Effects of branch girdling on the production of male and female strobili in longleaf pine. Forest Sci. 16: 195-196.

Varnell, R.J. 1976. Correlations between branch characteristics and production of female strobili in longleaf pine. Forest Sci. 22: 159-161.

Vasil, I.K. 1960. Studies on pollen germination of certain Cucurbitaceae. Am. J. Bot. 47: 239-247.

Vasil, I.K. 1978. The ultrastructure of pollen development in gymnosperms. Soc. Bot. Fr., Act. Bot. No. 1-2: 115-120.

Vasil, I.K.; Aldrich, H.C. 1970. A histochemical and ultrastructural study of the ontogeny and differentiation of pollen in Podocarpus macrophyllus D. Don. Protoplasma 71: 1-37.

Vasil, I.K.; Aldrich, H.C. 1971. Histochemistry and ultrastructure of pollen development in Podocarpus macrophyllus D. Don. Pages 70-74 in Heslop-Harrison, J., ed. Pollen development and physiology. Butterworth's, London.

Vasil, I.K.; Johri, M.M. 1964. The style, stigma, and pollen tube. Phytomorphology 14: 352-369.

Vidakovic, M.; Jurkovic-Bevilacqua, B. 1971. Development of ovules after interspecific hybridization of Austrian and Scots pines with gamma-irradiated pollen. Acta Biol. Jugoslav. Ser. Genetic 3: 119-130.

Villar, M.; Knox, R.B.; Dumas, C. 1984. Effective pollination period and nature of pollen-collecting aparatus in the Gymnosperm, Larix leptolepis. Ann. Bot. 53: 279-284.

Visser, T. 1955. Germination and storage of pollen. Mededel. Landbouwhogesch., Wageningen 55: 1-68.

Voronov, N.M. 1962. [Does resin tapping affect scots pine seed yield and quality?] Lesn. Hoz. 15: 80.

Wachter, H. 1959. [Observations on the fruiting of young larches in relation to damage by late frost.] Silvae Genet. 8: 105-106.

Wachter, H. 1962. [Furtner observations on the flowering and fruiting of young larch trees.] Silvae Genet. 11: 153-156.

Wakely, P.C.; Campbell, T.E. 1954. Some new pine pollination techniques. USDA Forest Serv. Southern For. Exper. Stn., Occas. Paper No. 36. 13 p.

Wallace, T. 1961. The diagnosis of mineral deficiencies in plants by visual symptoms. 2nd. ed. Chemical Publishing Co. Inc. N.Y. 125 p.

Wample, R.L.; Durley, R.C.; Pharis, R.P. 1975. Metabolism of gibberellin A_4 by vegetative shoots of Douglas-fir at three stages of ontogeny. Physiol. Plant. 35: 273-278.

Wang, B.S.P. 1975. Tree seed and pollen storage for genetic conservation: possibilities and limitations. Pages 93-103 in FAO/UNEP Report on a pilot study on the Methodology of Conservation of Forest Genetic Resources. FO: MISC/75/8.

Wang, C.W.; Perry, T.O.; Johnson, A.G. 1960. Pollen dispersion of slash pine (Pinus elliottii Engelm.) with special reference to seed orchard management. Silvae Genet. 9: 78-86.

Wardlaw, C.W. 1955. Embryogenesis in plants. Methuen. London. 381 p.

Wareing, P.F. 1958. Reproductive development in Pinus sylvestris. Pages 643-654 in Thimann, K.V., ed. The physiology of forest trees. Ronald Press, New York.

Wareing, P.F. 1953. Experimental induction of male cones in Pinus sylvestris. Nature 171: 47.

Wareing, P.F. 1964. Phase change in woody plants. Pages 308-309 in Abstr. Tenth Internat. Bot. Congr.

Wareing, P.F.; Nasr, T. 1958. Gravimorphism in trees; effects of gravity on growth, apical dominance, and flowering in fruit trees. Nature (London) 182: 379-380.

Webber, J.E. 1983. Developmental sequences and metabolic changes associated with cone enhancement treatments in Douglas-fir: I. Flowering and growth responses to root pruning and gibberellin ($GA_{4/7}$) treatments. British Columbia Forest Serv. Progress Report E.P. 799.02. 66 p.

Webber, J.E.; Ross, S.D.; Pharis, R.P.; Owens, J.N. 1985. Interaction between gibberellin $A_{4/7}$ and root pruning on the reproductive and vegetative process in Douglas-fir. II. Effects on growth. Can. J. Forest Res. 15: 348-353.

Wenger, K.F. 1953. The effect of fertilization and injury on the cone and seed production of loblolly pine seed trees. J. For. 51: 570-573.

Wenger, K.F. 1954. The stimulation of loblolly pine seed trees by preharvest release. J. For. 52: 115-118.

Wheeler, N.C. 1978. Exogenous application of gibberellin and auxin to increase flowering in lodgepole pine seedlings. British Columbia Forest Serv. Rep. EP. 767.02. 21 p.

Wheeler, N.C.; Wample, R.L.; Pharis, R.P. 1980. Promotion of flowering in the Pinacea by gibberellins. IV. Seedlings and sexually mature grafts of lodgepole pine. Plant Physiol. 50: 340-346.

Wheeler, N.C.; Ying, C.C.; Murphy, J.C. 1982. Effect of accelerating growth on flowering in lodgepole pine seedlings and grafts. Can. J. Forest Res. 12: 533-537.

White, G. 1981. Controlled pollination of European black alder. Pages 89-91 in Franklin, E.C., ed. Pollen management handbook. USDA Forest Serv. Agric. Handbook No. 587.

White, T.L.; Knopp, J.A. 1978. Conelet abortion and ATP levels in longleaf pine. Can. J. Bot. 56: 680-685.

Whitecross, M.I.; Willing, R.R. 1975. Hybridization of incompatible poplars following solvent treatment of stigmas. Experimentia 31: 651-563.

Whitehead, D.R. 1983. Wind pollination: some ecological and evolutionary perspectives. Pages 97-108 in Real, L., ed. Pollination Biology. Academic Press, Inc. N.Y.

Willemse, M.Th.M. 1971a. Morphological and quantitative changes in the population of cell organelles during microsporogenesis of Pinus sylvestris L. I. Morphological changes from zygotene until prometaphase I. Acta Bot. Neerl. 20: 261-274.

Willemse, M.Th.M. 1971b. Morphological and quantitative changes in the population of cell organelles during microsporogenesis of Pinus sylvestris L. II. Morphological changes from prometaphase I until the tetrad stage. Acta Bot. Neerl. 20: 411-427.

Willemse, M.Th.M. 1971c. Morphological and quantitative changes in the population of cell organelles during microsporogenesis of Pinus sylvestris L. III. Morphological changes during the tetrad stage and in the young microspore. A quantitative approach to the changes in the population of cell organelles. Acta Bot. Neerl. 20: 498-523.

Willemse, M.Th.M. 1974. Megagametogenesis and formation of neocytoplasm in Pinus sylvestris L. Pages 97-102 in Linskens, H.F., ed. Fertilization in higher plants. American Elsevier, New York.

Willemse, M.Th.M.; Linskens, H.F. 1969. Dévéloppement du microgamétophyte chez Pinus sylvestris entre la méiose et la fécondation. Rev. Cytol. Biol. Végét. 32: 121-128.

Williamson, M.J. 1966. Premature abscissions and white oak acorn crops. Forest Sci. 12: 19-21.

Willing, R.R.; Pryor, L.D. 1976. Interspecific hybridization in poplar. Theor. and Appl. Genet. 47: 141-151.

Willson, M.F.; Burley, N. 1983. Mate choice in plants. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J. 251 p.

Winjum, J.K.; Johnson, N.E. 1964. Differences in cone numbers, lengths, and cut-counts in the crowns of young open-grown Douglas-fir. J. For. 62: 389-391.

Winton, L.L. 1964. Phenology of normal and forced microsporogenesis in white and black spruce and their F_1 hybrid. Univ. Minn. School of For. Note 153. 2 p.

Worsely, R.G. 1959. The processing of pollen. Silvae Genet. 8: 143-148.

Wright, J.W. 1953. Notes on flowering and fruiting of northeastern trees. USDA Forest Serv., Res. Paper No. NE-60, 38 p.

Wright, J.W. 1959. Species hybridization in white pines. Forest Sci. 5: 210-222.

Yanagihara, T.; Tochiaki, K.; Arai, K. 1960. On the relation between the harvest of Japanese larch seed and meteorological conditions. J. Jpn. For. Soc. 42: 347-351.

Yocum, H.A. 1971. Releasing shortleaf pines increases cone and seed production. USDA Forest Serv. Res. Note No. SO-125.

Yokoyama, T.; Asakawa, S. 1973. Effect of photoperiod on female strobili formation in Larix leptolepis (Seib. et Zucc.) Gordon. J. Jpn. For. Soc. 55: 388-393.

Yokoyama, T.; Kaneko, T.; Itoo, M.; Yamazaki, S.; Asakawa, S. 1973. The most favorable time and frequency for controlled pollination in Larix leptolepis (Seib. et Zucc.) Gord. Jpn. Gov. For. Exper. Stn. Bull. No. 253: 39-53.

Yokoyama, T.; Kaneko, T.; Itoo, M. 1978. The number of pollen grains produced from a male strobilus in Larix leptolepis Gord. J. Jpn. For. Soc. 60: 71-73.

Young, E.; Hanover, J.W. 1976. Accelerating maturity in Picea seedlings. Acta Hort. 56: 105-114.

Young, L.C.T.; Stanley, R.G. 1963. Incorporation of tritiated nucleosides thymidine, uridine, and cytidine in nuclei of germinating pine pollen. Nucleus 6: 83-90.

Zahner, R.; Stage, A.R. 1966. A procedure for calculating daily moisture stress and its utility in regressions of tree growth on weather. Ecology 47: 64-74.

Zasada, J.C.; Gregory, R.A. 1972. Paper birch seed production in the Tanana Valley, Alaska. USDA Forest Serv. Res. Note No. PNW-177. 7 p.

Zasada, J.C.; Viereck, L.A. 1970. White spruce cone and seed production in Interior Alaska, 1957-68. USDA Forest Serv. Res. Note No. PNW-129. 11 p.

Zeevart, J.A.D. 1976. Physiology of flower formation. Ann. Rev. Plant Physiol. 27: 321-348.

Zeevart, J.A.D. 1983. Gibberellins and flowering. Pages 333-374 in Crozier, A., ed. The biochemistry and physiology of gibberellins. Praeger, N.Y.

Zenke, U. 1953. Studies on the course of meiosis in Pseudotsuga taxifolia Britton. Silvae Genet. 2: 96-102.

Annexes

Annexe 1. Effets des engrais sur la floraison

ESPÈCE	TRAITEMENT	DATE	EFFET SUR LA FLORAISON	RÉFÉRENCE
Acer saccharum	sulfate d'ammonium	avril 1936	récolte dense de semences en 1937	Chandler, 1938
Fagus grandiflora et Fagus sylvatica	nitrate d'ammonium P_2O_5, CaO, K_2O	mai 1973, 1974 avril 1973	prod. accrue m[1] et f	Le Tacon et al., 1977
Juglans nigra	N(urée), P, K	fin avril	prod. accrue noix	Ponder, 1979
Picea abies	N(urée), P, K	non indiquée	bonnes années: floraison accrue, autres années: aucun effet	Malkönen, 1971
P. abies	N_2, P, K	non indiquée	aucun effet	Remrod, 1972
P. glauca	nitrate d'ammonium	fin mai, début juin	floraison accrue	Holst, 1959
	N(urée), P, K	fin mai, début juin	floraison légèrement accrue	
Pinus banksiana	nitrate d'ammonium	début mai	f accrues (plus que début juin), m réduites	Holst, 1971
		début juin	f accrues	
		début juillet	aucun effet	
		début août	f réduites	
P. echinata	N, P, K	avril pendant 2 ans	production accrue de semences	Brinkman, 1962
P. elliottii	N, P, K	mi-avril	f accrues	Hoekstra et Mergen, 1957
P. elliottii	nitrate d'ammonium	début avril, début juin	f accrues	Barnes et Bengston, 1968

[1]m = fleurs et cônes mâles, f = fleurs et cônes femelles.
[2]Lorsque la forme sous laquelle se trouve l'azote n'est pas mentionnée, c'est qu'elle n'a pas été indiquée.

Annexe 1 (suite)

ESPÈCE	TRAITEMENT	DATE	EFFET SUR LA FLORAISON	RÉFÉRENCES
P. elliottii	uramite (=urée) superphosphate	avril	aucun effet	Benston, 1969
P. elliottii	nitrate d'ammonium	printemps	f accrues	Schultz, 1971
P. lambertiana	phosphate d'ammonium	printemps, pendant 3 ans	production accrue de cônes	Schubert, 1956
P. monticola	ammonium	30 avril, fin mai	f accrues sur les arbres de 11 ans, aucun effet sur les arbres de 11 ans ou à maturité	Barnes et Bingham, 1963
P. monticola	N, P, K ou nitrate d'ammonium	août 1960, 1961	prod. accrue de semences/arbre, 1961 seulement	Barnes, 1969
P. palustris	N, P, K	février 1949, 1951	aucun effet les deux premières années, prod. accrue de cônes la 3e et la 4e année	Allen, 1953
P. palustris	N, P, K	chaque printemps pendant 5 ans	aucun effet sur la prod. de cônes	Crocker, 1964
P. palustris	N, P, K	mars à mai	époque d'application sans effet; effet de l'engrais fonction des précip: printemps humide: floraison accrue printemps sec: floraison réduite	Shoulders, 1967, 1968
P. palustris	N, P, K	21 juillet - 1er août	prod. accrue de cônes	McLemore, 1975
P. pinaster	N, P, K	mai	floraison accrue	Illy, 1963

Annexe 1 (suite)

ESPÈCE	TRAITEMENT	DATE	EFFET SUR LA FLORAISON	RÉFÉRENCE
P. ponderosa	urée, phosphate d'ammonium	fin de l'automne, début hiver (sur la neige)	prod. accrue de cônes	Heidman et al., 1979
P. radiata	superphosphate	non indiquée	prod. accrue de cônes	Anonyme, 1957a
P. radiata	urée, nitrate d'ammonium	non indiquée	aucun effet	Sweet et Hong, 1978
P. resinosa	nitrate d'ammonium	fin mai, début juin	traitements de juin: augm. f	Holst, 1961
P. resinosa	nitrate d'ammonium	22 mai (éclosion des bourgeons)	floraison accrue	Cayford et Jarvis, 1967
P. resinosa	N(urée), P, K	début mai	floraison accrue	Cooley, 1970
P. resinosa	nitrate d'ammonium	24 mai ou 24 juillet 28 juillet 20 août ou 19 septembre	floraison accrue 50 % dans les 4 verticilles supérieurs à la 1re année, f réduites de 16 % 2e année. Après application, f accrues 24 % dans les 2 verticilles supérieurs à la 1re année, f réduites 13 % 2e année. Aucun effet à la 1re année, f accrues dans les 2 verticilles supérieurs 66 %, et 121 % dans les verticilles supérieurs 3 et 4, à la 2e année	Holst, 1971
P. strobus	N, P, K	printemps	floraison accrue	Hocker, 1962
P. strobus	nitrate d'ammonium	avril, juin et juillet avril, juin et août	f accrues sur arbres de 22 ans, mais pas sur arbres 13 à 14 ans. aucun effet	Stephens, 1964

Annexe 1 (suite)

ESPÈCE	TRAITEMENT	DATE	EFFET SUR LA FLORAISON	RÉFÉRENCE
P. sylvestris	N, P, K	fin mai	f accrues	Nanson, 1965
P. sylvestris	N, P, K bore et manganèse (pulv. foliaire)	non indiquée	f accrues prod. accrue semences	Enescu et Giurgiu, 1968
P. sylvestris	N, P, K	mai, pendant 2 ans	prod. accrue cônes cônelets	Hattemer et al., 1977
P. taeda	N, P, K	avril	prod. accrue cônes sur arbres 25 ans mauvaises années, aucun effet sur arbres 40 ans	Wenger, 1953
P. taeda	N, P, K	mai	nombre accru de cônes par arbre	Schmidtling, 1971
P. taeda	N, P, K	avril, mai pendant 5 ans	aucun effet (emplacement fertile)	Pitcher, 1972
P. taeda	nitrate d'ammonium	début mai, août et fin novembre	f accrues	Greenwood, 1977
P. virginiana	N, P, K	mars	f et m accrues	Bramlett et Bélanger, 1976
Pins du sud des É.-U. (espèces non indiquées)	nitrate d'ammonium	fin juillet	floraison et prod. cônes accrues, effet accentué lorsque traitement appliqué en conjugaison avec stress hydrique du sous-sol	Sprague et al., 1979
Pseudotsuga menziesii	N, P	non indiquée	prod. cônes six fois plus abondante nombre de graines pleines accru de 20 %	Anonyme, 1957b

Annexe 1 (suite)

ESPÈCE	TRAITEMENT	DATE	EFFET SUR LA FLORAISON	RÉFÉRENCE
P. menziesii	nitrate	juillet ou septembre, ensuite mai pendant 2 ans	nombre accru de fleurs et pourcentage accru d'arbres en floraison	Steinbrenner et al., 1960
P. menziesii	nitrate ammonium P, K	printemps printemps printemps	f accrues 1re année f accrues 2e année aucun effet	Ebell, 1962
P. menziesii	nitrate	mi-avril fin mai mi-juin	mi-juin inefficace, autres ont accru la prod. cônes et diminué le nombre de bourgeons avortés, fin mai meilleurs résultats	Ebell, 1967a
P. menziesii	nitrate d'ammonium	8 mai et 2 juin	m accrues lorsque application en conjugaison avec stress hydrique	Melchior, 1968
P. menziesii	nitrate d'ammonium	mai	prod. accrue de cônes sur arbres sauvages, aucun effet sur arbres de plantation	Smith et al., 1968
P. menziesii	nitrate ammonium	19 mai 19 mai	f accrues aucun effet	Ebell et McMullan, 1970
P. menziesii	nitrate ammonium	14 avril, 21 mai, 11 juin 14 avril, 21 mai, 11 juin	prod. accrue cônes, mai meilleurs résultats aucun effet	Ebell, 1972a
P. menziesii	nitrate d'ammonium	mai	prod. accrue cônes	Ebell, 1972b
P. menziesii	nitrate	8 avril	f accrues, aucun effet lorsque appliqué avec stress hydrique	Cade et Jackson, 1976
P. menziesii	N, P, K	début printemps	m et f accrues	Enescu et al., 1978

Annexe 2. Effets de l'annélation, du cerclage et de l'étranglement sur la floraison

ESPÈCE	TRAITEMENT	DATE	EFFET SUR LA FLORAISON	RÉFÉRENCE
Castanea henryi Semis	annélation	27 mai	m[1] floraison abondante	Graves, 1958
Cryptomeria japonica	annélation	juin/juillet	floraison[2] accrue l'année du traitement	Hashizume, 1970
	cerclage	juillet	floraison accrue l'année suivant le traitement	
Fraxinus nigra	annélation	mi-mai	floraison accrue	Pond, 1936
	cerclage	mi-mai	floraison accrue	
Larix decidua	annélation	jusqu'à la fin mai	m et f accrues	Melchior, 1960
L. leptolepis	annélation du tronc	30 mai, 18 et 21 juin	traitement d'un an: augmentation du nombre d'arbres portant des fleurs m prod. f non accrue après traitement de 2 ans	Hashizume, 1967
	annélation de branches	18 juin	aucun effet, certaines f formées, mais tombées précocement	
	étranglement de branches	15 juin	l'étranglement continuel pendant plusieurs années a fait augmenter le nombre de f	
L. leptolepis	étranglement	juin	f accrues ainsi que le nombre de greffons en floraison	Heitmuller et Melchior, 1960
L. leptolepis	annélation	mai	m et f accrues	Melchior, 1961a
	étranglement	mai	aucun effet	

[1]m - fleurs et cônes mâles; f - fleurs et cônes femelles.
[2]Sauf indication contraire, l'auteur n'a pas mentionné si la floraison était celle de fleurs mâles ou femelles.

Annexe 2 (suite)

ESPÈCE	TRAITEMENT	DATE	EFFET SUR LA FLORAISON	RÉFÉRENCE
L. leptolepis	annélation	jusqu'à la fin mai fin juin - juillet	initiation accrue de m et f la même année initiation florale accrue l'année suivante	Melchior, 1960
Picea glauca	annélation étranglement	début juin début juin	floraison accrue aucun effet	Holst, 1959
Pinus echinata	annélation	hiver	prod. cônes a triplé la 3e année suivant le traitement	Bower et Smith, 1961
P. elliottii	annélation étranglement	non indiquée non indiquée	f accrues f accrues, mais moins qu'avec l'étranglement	Hoekstra et Mergen, 1957
P. laricio	annélation	sept. janv. ou mai	le traitement en mai le plus efficace, celui de janv. le moins efficace	Faulkner, 1966
P. palustris	annélation	mi-mai	nombre accru de branches de m	Varnell, 1970
P. ponderosa	annélation	mai	prod. accrue de cônes[1]	Shearer et Schmidt, 1970
P. sylvestris	annélation	avril	m et f accrues, mais arbres endommagés ou tués	Faulkner, 1966
P. strobus	annélation de branches étranglement de branches	avril, juin ou début et fin juillet mêmes dates	le traitement fin juillet a augmenté la floraison sur la branche traitée aucun effet	Stephens, 1964

[1]L'auteur ne mentionne pas si cela résulte d'une initiation florale accrue.

Annexe 2 (suite)

ESPÈCE	TRAITEMENT	DATE	EFFET SUR LA FLORAISON	RÉFÉRENCE
P. taeda	annélation	début avril	floraison accrue, mais arbres endommagés	Bilan, 1960
	cerclage	début avril	Floraison réduite	
P. taeda	annélation	mi-février	f accrues	Hansbrough et Merrifield, 1963
Pseudotsuga menziesii	annélation	mai, juin, juillet	aucun effet	Melchior, 1968
	étranglement	fin juin	m et f accrues la deuxième année suivant le traitement	
P. menziesii	annélation	fin août 1957	f accrues en 1959	Ebell, 1971
		mi-mai 1958	f accrues en 1959	
P. menziesii	annélation	mi-avril	f accrues (les meilleurs résultats avec engrais au nitrate)	Cade et Jackson, 1976
P. menziesii	annélation	mi-avril	f accrues	Cade et Hsin, 1977

Annexe 3. Effets de l'élagage des racines (ER) et d'autres traitements racinaires sur la floraison

ESPÈCE	TRAITEMENT	DATE	EFFET SUR LA FLORAISON	RÉFÉRENCE
Larix leptolepis	ER	non indiquée	aucun effet	Heitmüller et Melchior, 1960
Picea glauca	ER	30 avril	floraison accrue si traitement avec engrais au nitrate d'ammonium	Holst, 1959
Pinus elliottii	ER	fin mars	f[1] accrues	Hoekstra et Mergen, 1957
P. elliottii	hersage	4 fois l'an 1960-1965 2 fois l'an 1965-1969	m accrues lorsque avec irrigation	Schultz, 1971
P. radiata	racines confinées	2 ans	m accrues	Sweet et Will, 1965
P. resinosa	transplantation et ensuite, racines confinées	avril	prod. abondante de cônes tant que les racines sont confinées	Quirk, 1973
P. strobus	ER	juillet	f accrues	Stephens, 1964
P. taeda	sous-solage	30-31 juillet	f accrues	Gregory et Davey, 1977
Pins du sud des É.-U. (spp non indiquées)	sous-solage	fin juin - début août	prod. accrue de cônes	Sprague et al., 1979
Pseudotsuga menziesii	ER	fin mai - début juin	m accrues	Melchior, 1968
P. menziesii	déplantage et repiquage	30 juin - 1er juillet	f accrues	Silen, 1973

[1]m = fleurs et cônes mâles, f = fleurs et cônes femelles.
(Nota: voir annexe 8 pour effets ER utilisé comme traitement adjuvant aux gibbérellines.)

Annexe 4. Effets du stress hydrique et de l'irrigation sur la floraison

ESPÈCE	TRAITEMENT	DATE	EFFET SUR LA FLORAISON	RÉFÉRENCE
Fagus	stress hydrique, l'année de l'initiation florale	17 juin - 12 août	floraison accrue	Holmsgaard et Olson, 1960, 1961
Pinus elliottii	irrigation	année durant	m[1] accrues	Barnes et Bengston, 1968
P. elliottii	irrigation	année durant	m accrues	Bengston, 1969
P. elliottii	irrigation	année durant	m accrues lorsque utilisées avec hersage	Schultz, 1971
P. palustris	irrigation	avril à octobre	aucun effet sur la prod. cônes	Crocker, 1964
P. taeda	irrigation et stress hydrique	différentes époques	irr. fin été = m réduites, irr. avril - juin plus sécheresse juill. - sept. = récolte accrue de cônelets	Dewers et Moehring, 1970
Pins du sud des É.-U.	irrigation	printemps et début été, et après l'initiation florale	prod. accrue de cônes lorsque avec engrais nitrate d'ammonium	Sprague et al., 1979
Pseudotsuga menziesii	stress hydrique	non indiquée	m accrues lorsque avec engrais nitrate d'ammonium; aucun effet lorsque traitement unique	Melchior, 1968
P. menziesii	stress hydrique	période la plus longue de l'éclosion des bourgeons végétatifs	m et f accrues	Ebel, 1967a, b
P. menziesii	stress hydrique	28 avril - 1er juillet	floraison réduite lorsque traitement unique, f accrues lorsque avec engrais au nitrate	Cade et Jackson, 1976

[1]m = fleurs et cônes mâles, f = fleurs et cônes femelles.
(Nota: voir annexe 8 pour effets ER utilisé comme traitement adjuvant aux gibbérellines.)

Annexe 5. Effets de l'éclaircie, de l'espacement et du dégagement sur la floraison

ESPÈCE	EFFET SUR LA FLORAISON	RÉFÉRENCES
Araucaria cunninghamia	prod. accrue de cônes 1 ou 2 ans après le traitement	Florence et McWilliam, 1956
Juglans nigra	prod. accrue de noix 2 ans après le traitement	Ponder, 1979
Larix leptolepis	prod. accrue de semences, améliorée par la fertilisation	Asakawa et Fujita, 1966
Pinus densiflora	prod. accrue de semences, améliorée par la fertilisation	Asakawa et Fujita, 1966
P. echinata	prod. accrue de semences	Phares et Rogers, 1962; Yocum, 1971; Dorman, 1976
P. elliottii	prod. accrue de semences 1 ou 2 ans après le traitement	Florence et McWilliam, 1956
P. palustris	prod. accrue de cônes 3 et 4 ans après le traitement	Allen, 1953
P. ponderosa	prod. accrue de cônes 2 et 4 ans après le traitement, lorsque fertilisation	Heidmann *et al.*, 1979
P. radiata	prod. accrue de semences à l'acre pendant 5 ans après le traitement	Eldridge, 1966
P. resinosa	nombre accru de cônes par arbre lorsque vérification 10 ans après l'éclaircie	Godman, 1962
P. resinosa	m[1] et floraison accrues 3 et 6 ans après l'éclaircie	Cooley, 1970
P. taeda	prod. accrue de cônes la 3^{e} année après le dégagement si le traitement a eu lieu avant juin - juillet	Wenger, 1954
P. taeda	prod. accrue de semences et pourcentage accru de semences viables	Allen et Trousdell, 1961

[1]m = fleurs et cônes mâles, f = fleurs et cônes femelles.

Annexe 5 (suite)

ESPÈCE	EFFET SUR LA FLORAISON	RÉFÉRENCE
P. taeda	prod. accrue de cônes et de semences 3 et 4 ans après le traitement	Bilan, 1960
P. taeda	prod. accrue de cônes 1 et 2 ans après le traitement	Florence et McWilliam, 1956
Pseudotsuga menziesii	durant les bonnes années, l'éclaircie a considérablement stimulé la production des semences, aucun effet durant les mauvaises années	Reukema, 1961

Annexe 6. Effets des traitements par la lumière sur la floraison

ESPÈCE	TRAITEMENT	DATE	EFFET SUR LA FLORAISON	RÉFÉRENCE
Betula sp. pousses	1) éclairement continuel 15 à 25°C	traitement commencé au début juin	m[1] accrues	Longman et Wareing, 1959
	2) jours courts (JC) (9 h) 0 à 5°C pendant 6 semaines, ensuite, jours longs (JL)		aucun effet	
Cryptomeria japonica, Chamaecyparis obtusa pousses	effets testés de la température (T) et de la lumière après traitement à la GA	été ou automne	C. japonica: T élevée, JL = m accrues; basse T, JC = f accrues; lumière bleue et rouge sombre = m accrues; lumière rouge = f accrues C. obtusa: alternance de T élevée (30 à 20°C), JL avec lumière intense pendant plus de 16 h et lumière rouge, toutes font augmenter le nombre de m et f	Nagao et Sasaki, 1981
Chamaecyparis obtusa	comme ci-dessus, avec conditions suivantes: Temp. (°C): jour nuit 30° 25° 25° 20° 20° 15° Lumière: blanche (360 à 760 nm) bleue (360 à 560 et 700 à 760 nm) jaune (450 à 760 nm) rouge (560 à 760 nm)	non indiquée	meilleure floraison (m et f) avec lumière rouge et jaune, 30°C le jour, 25°C la nuit la lumière bleue a donné moins de m et f que la lumière blanche	Nagao, 1983a

[1]m = fleurs et cônes mâles, f = fleurs et cônes femelles.

Annexe 6 (suite)

ESPÈCE	TRAITEMENT	DATE	EFFET SUR LA FLORAISON	RÉFÉRENCES
Larix leptolepis	photopériode (PP)	non indiquée	f se sont formées sous PP de 12, 14, 15 et 16 h, mais pas sous PP de 10, 18, 20 h	Yokoyama et Asakawa, 1973
Picea sp.	PP 24 h, humidité, T et él. nutr. optimaux	à partir de la semence et pendant la 1re année de croissance	floraison à l'âge de 4 ans à partir de la graine	Young et Hanover, 1976
P. glauca	exposition var. à la lumière rouge, coupée par des pér. d'obscurité	différentes époques au cours de la saison de croissance	f réduites	Durzan et Campbell, 1979; Durzan *et al.*, 1979
Pinus sp.	photopériode modifiée par déplacement à des latitudes différentes	sans objet	aucun effet	Mirov, 1956
P. attenuata	nuits interrompues	21 mars au 21 juin, 22 juin au 21 septembre	aucun effet sur le nombre d'arbres en floraison	Lanner, 1963
P. contorta	PP de 24 h pendant 6 mois	janv. à la mi-juin (graines plantées en janv.)	pourcentage accru d'arbres en floraison et augm. du nombre de m et f par arbre en floraison 5 ans après le semis	Wheeler *et al.*, 1982
P. contorta	jours courts	sans objet	plantes cultivées à l'extérieur: f accrues; plantes sous serre: pas de f produites	Longman, 1961

Annexe 6 (suite)

ESPÈCE	TRAITEMENT	DATE	EFFET SUR LA FLORAISON	RÉFÉRENCE
P. taeda	dormance hors-phase: PP 20 h sous serre chauffée octobre-fév., ensuite, T abaissée et PP raccourcie à la mi-fév.		m et f accrues	Greenwood, 1978a
Salix petandra	différentes PP	sans objet	boutures des écotypes du Sud et JC (12 h) ont donné le meilleur développement des bourgeons floraux, les écotypes boréaux ont donné le plus de bourgeons floraux par plante et les inflorescences les plus longues. Forte interaction T-PP si T élevée; PP courte inhibe formation bourgeons floraux; autrement, effet de PP n'est pas clair	Junttila, 1980

Annexe 7. Effets de différents traitements sur la floraison

ESPÈCE	TRAITEMENT	DATE	EFFET SUR LA FLORAISON	RÉFÉRENCE
A. Élagage, écimage				
Pinus elliottii	élagage des rameaux	mars-avril	nombre réduit de rameaux durant la 1re année	Varnell, 1969
P. monticola	tiges rompues	(causes naturelles)	m[1] et f accrues	Coffen et Bordelon, 1981
P. sylvestris	suppression du bourgeon terminal	janvier	m accrues	Wareing, 1953
P. sylvestris	élagage	différents moments	aucun effet sur f élagage des vieux rameaux en fév., mars et avr. a fait augm. m l'élagage des pousses à des dates plus tardives n'a eu aucun effet sur les m	Melchior et Heitmüller, 1961
Pseudotsuga menziesii	élagage annuel jusqu'à la saison de croissance annuelle pendant 6 ans	juillet et septembre	le nombre de cônes par pied de la hauteur des arbres était le même que chez les témoins	Copes, 1973
B. Toiles de polythène, tentes de plastique, serres de plastique				
Betula	serres de plastique	printemps	en conjugaison avec une conc. élevée de CO_2, prod. d'une bonne récolte avec les semis de 1 à 3 ans	Lepisto, 1973

[1] m = fleurs et cônes mâles, f = fleurs et cônes femelles.

Annexe 7 (suite)

ESPÈCE	TRAITEMENT	DATE	EFFET SUR LA FLORAISON	RÉFÉRENCES
Picea abies	tentes de plastique	tentes mises en place avant la pollinisation en juin, retirées en juillet	meilleure qualité de semences, m et f stimulées	Remrod, 1972
P. abies	toiles de polythène	3 juin au 5 juillet 3 juin au 19 juillet	nombre accru de m par greffon, mais pas d'augm. du nombre de greffons en floraison	Chalupka et Giertych, 1977
P. sitchensis	abris de polythène	mai à août	m et f accrues	Tompsett et Fletcher, 1977
Pinus sylvestris	pellicule de plastique autour des arbres 1 m au-dessus du sol	non indiquée	aucun effet	Bergman et Kardell, 1975
C. Gravitation				
Larix	rameaux retournés	mars et avril	des bourgeons antérieurement végétatifs se sont transformés en bourgeons floraux qui se sont développés sur la face inférieure (antérieurement supérieure) des rameaux (la face inférieure du rameau est celle où les bourgeons floraux apparaissent normalement chez Larix)	Longman, 1961
L. leptolepis	haut de la cime courbé	non indiquée	f accrues	Heitmüller et Melchior, 1960
L. leptolepis	haut de la cime recourbé	non indiquée	f réduites	Melchior, 1961a
L. leptolepis	rameaux fixés en position horizontale et vers le bas	22 mars au 26 avril	m accrues, notamment durant les bonnes années, et sur les rameaux pointant vers le bas	Longman et al., 1965; Longman et Wareing, 1958

Annexe 7 (suite)

ESPÈCE	TRAITEMENT	EFFET SUR LA FLORAISON	RÉFÉRENCE
D. Greffes			
Picea abies	différents porte-greffes	aucun effet significatif	Krusche et Melchior, 1978
Pinus	porte-greffe et greffons de plusieurs espèces	toutes les combinaisons ont produit des fleurs m et f, les unions aux aiguilles les plus longues ont donné les meilleurs prod. de cônes	Ahlgren, 1972
P. monticola	greffe de pousses sur la cime de (a) arbres à maturité, (b) arbres de 10 à 15 ans, presque à maturité	aucune floraison sur les greffons dans l'un ou l'autre cas	Barnes et Bingham, 1963
P. sylvestris	greffe (a) de greffon juvénile sur des arbres adultes, (b) de greffons adultes sur des porte-greffes juvéniles	floraison dans un cas seulement, greffon juvénile sur un adulte de 25 ans, 2 ans après la greffe	Simak, 1979
P. taeda	greffons de 1 an greffés à la cime d'arbres adultes	m produites sur 50 % des greffons survivant 2 ans après la greffe, fleurs femelles sur 20 % des greffons seulement	Greenwood et Gladstone, 1978
E. Cultures protectrices			
Pinus elliottii	culture protectrice de légumineuses	f accrues sur les parcelles irriguées; f réduites sur les parcelles non irriguées	Barnes et Bengston, 1968
P. elliottii	récolte protectrice de légumineuses	m accrues avec l'irrigation et sans engrais	Schultz, 1971

Annexe 8 (suite)

ESPÈCE	TRAITEMENT RC	AUTRES TRAITEMENTS	EFFET	RÉFÉRENCE
Picea				
Picea abies	pulvérisation foliaire plantules de 3 ans 1) GA_3, IAA ou kinétine (KI) en 3 applications à 1 semaine d'intervalle au printemps 2) ensuite: chlorméquat (CCC) ou hydrazide malique (MH, toutes combinaisons possibles de 1 et 2)		plantules de 3 ans aucun effet	Bleymuller, 1976
	arbres de 16 ans 1) GA_3, IAA ou KI une fois à l'éclosion des bourgeons, ensuite 2) CCC ou MH (4 et 8 semaines plus tard), toutes combinaisons possibles de 1 et 2		arbres de 16 ans f accrues, m réduites avec GA_3 + CCC, f accrues avec KI + MH; différences clonales significatives	
P. abies	GA_3 + CCC, GA_3 +MH, IAA + CCC, KI + MH, en pulvérisation foliaire		tous les traitements ont inhibé m, f accrues avec GA + CCC, KI + MH, IAA + CCC	Bleymuller, 1978
P. abies greffons 1979	GA_3 24-5, 28-5, 1-6		m accrues avec GA_3, avec CCC uniquement,	Chalupka, 1981
	CCC mi-juin, pulvérisation foliaire		aucun effet m accrues avec GA_3 + CCC (effet synergique)	

Annexe 8. Effets des régulateurs de croissance (RC) sur la floraison

ESPÈCE	TRAITEMENT RC	AUTRES TRAITEMENTS	EFFET	RÉFÉRENCE
Larix				
Larix decidua	GA_3, NAA, TIBA, 6BA par IV[2] la dernière semaine d'avril et mai (avant la différenciation)		m[1] accrues, mais f inhibées par NAA; f accrues, mais m inhibées par TIBA; GA_3 sans effet	Hall, 1977
L. leptolepis	NAA, CCC (inhibiteur de GA), BCB, B995, éthrel, BOH, IAA, TIBA	annélation, pincement des pousses, défoliation, intense élagage des racines (ER), transplantation	aucun succès réel, mortalité élevée, aucune analyse statistique	Mikami et al., 1979
L. leptolepis Abies homolepis greffons	$GA_{4/7}$, GA_4, GA_3 appliquées directement dans des incisions sur les rameaux, pulvérisation foliaire de la $GA_{4/7}$ (traitement appliqué seulement au moment présumé de la différenciation florale)	annélation	m accrues chez Larix par annélation	Katsuta et al., 1981
L. leptolepis	GA_3 + $GA_{4/7}$ GA_3 + $GA_{4/7}$, $GA_{4/7}$ et $GA_{4/7}$ + NNA par IV, pulvérisation foliaire	annélation, paillis en plastique	m et f accrues par $GA_{4/7}$, paillis amplifie l'effet, applications en mai et juin meilleurs résultats, IV plus efficace que la pulvérisation foliaire	Bonnet-Masimbert, 1982

[1]m = fleurs et cônes mâles, f = fleurs et cônes femelles.
[2]IV signifie l'application de RC au moyen d'un matériel intraveineux dans des trous percés dans les plants.

Annexe 8 (suite)

ESPÈCE	TRAITEMENT RC	AUTRES TRAITEMENTS	EFFET	RÉFÉRENCE
P. abies greffons	$GA_{4/7}$ + GA_3 + NAA; pulvérisation foliaire, 4 applications entre 25-5 et 16-6 pour l'expérience de synchronisation; une application entre 20-5 et 26-6	serres en plastique, au champ	au champ, aucun effet serres-hormone 31-5 font augm. f 31-5 et 1-6 (quand élongation des pousses est égale à 50 % du total), m accrues; 20-5 (commencement de l'élongation des pousses), aucun accroissement de m	Luukkanen, 1979
P. abies greffons à maturité	1975 GA_3, $GA_{4/7}$, GA_3 + GA_9, $GA_{4/7}$ + GA_9, et GA_3 et $GA_{4/7}$ + GA_9		1975 f accrues le plus par $GA_{4/7}$ + GA_9, f accrues avec $GA_{4/7}$ seulement, mais amplification de l'effet avec la GA_9	Dunberg, 1980
	1977 GA_4, $GA_{4/7}$, GA_9, GA_4 + GA_9, $GA_{4/7}$ + GA_9, EtOH comme témoin, application topique, 3 fois: 4-6 (commencement de l'élongation des pousses), 24-6, 8-7 (fin de l'élongation des pousses)		1977 les résultats statistiques ne sont pas en accord avec ceux de 1975 parce que l'EtOH a fait augm. f. la seule différence significative a été f accrues avec la GA_9	
P. abies greffons	1) GA_3 - pulvérisations foliaires, 12-5, 22-5, 30-5 2) GA_3, NAA, GA_3 + NAA - pulvérisations foliaires, 19-5, 26-5, 4-6, 9-6	± couvertures de polythène 18-6 à 24-7	m accrues avec GA_3 + polythène (effet additif, sans synergisme) NAA - léger effet seulement	Chalupka, 1981

Annexe 8 (suite)

ESPÈCE	TRAITEMENT RC	AUTRES TRAITEMENTS	EFFET	RÉFÉRENCE
P. sitchensis greffons de 5 et 10 ans	greffons de 5 ans GA_4 ± KN, GA_4 ± DPU, GA_4 + GA_5 + DPU, $GA_{4/7}$ - applications topiques, hebdomadaire, 12 fois entre début juillet et mi-septembre	phosphon D ABA, BA, NAA abris de polythène au champ	$GA_{4/7}$, $GA_{4/7}$ + GA_5 et GA_5 ont toutes accru m et f des plants sous un abri de polythène phosphon D et ABA ont inversé l'effet de GA	Tompsett, 1977, 1978b
	greffons de 10 ans $GA_{4/7}$ ± GA_5, $GA_{4/7}$ ± GA_4, $GA_{4/7}$ ± GA_5, seringue pour injections hypodermiques à la base d'un rameau, sous l'écorce (2 applications: 6-7, 8-8)	terrain	m et f accrues avec toutes les GA effet de GA amplifié par BA f réduites, m accrues avec NAA	
P. sitchensis greffons de 2 et 11 ans	greffons de 2 ans $GA_{4/7}$ - GA_5, application topique	différentes concentrations de GA et différents moments d'application, abris de polythène	meilleure floraison qu'avec les greffons de 11 ans au champ, applications de mai et juin ont donné la meilleure floraison, floraison accrue avec application accrue de GA, jusqu'à 1,97 mg/ℓ	Tompsett et Fletcher, 1979
	greffons de 11 ans $GA_{4/7}$ + GA_5, hypodermique sous l'écorce		m et f accrues avec 4 mg/ℓ GA en juin	
P. abies greffons de 5 ans	$GA_{4/7}$ - trous percés dans la tige principale, une fois en mai, juin et juillet	abris de polythène + chaleur + stress hydrique (frais, humide; frais, sec; chaud, humide; chaud, sec)	m et f accrues avec chaleur ± GA, m et f accrues avec stress H_2O ± GA, GA responsable d'un diff. signif. sur f, pas sur m	Philipson, 1983

Annexe 8 (suite)

ESPÈCE	TRAITEMENT RC	AUTRES TRAITEMENTS	EFFET	RÉFÉRENCE
P. mariana P. glauca semis	P. mariana: pulvérisations foliaires de GA_3, 3 fois/semaine pendant 3 mois, ensuite, 2 fois/semaine P. glauca + P. mariana: GA_3 dans la rhizosphère	chambres de croissance à 21°C, photopériode de 8, 16 ou 24h	aucune m ou f pulvérisation foliaire a favorisé croissance apicale, fait diminuer rameaux latéraux, traitement des racines a favorisé croissance apicale	Fraser, 1969
P. mariana P. glauca	$GA_{4/7}$ pendant 8 semaines, époque et mode d'application non indiqués	ER	P. mariana f (X4) et m (X10) accrues avec GA P. glauca f (X6) et m (X2) accrues avec GA f (X5) et m (X1,5) accrues avec ER	Ho, 1982
P. glauca 8 et 9 ans	pulvérisation foliaire hebdomadaire de $GA_{4/7}$ du 3-6 au 1-7 (jusqu'à l'époque de la différenciation, sur les verticilles 3 et 4) (strictement les zones mâles et de transition) verticille 2 = témoin		rameaux de la zone de transition: f (X6,2) et m (X2,4) accrues rameaux de la zone mâle: f induites, m accrues (X6)	Marquard et Hanover, 1984
Pinus				
Pinus banksiana semis	pulvérisation foliaire de $GA_{4/7}$ ± NAA	croissance accélérée en serre avant repiquage à l'extérieur, semis en oct., janv., mars	semis de mars - aucune floraison, autres semis - f accrues avec l'un ou l'autre traitement avec GA	Cecich, 1981

Annexe 8 (suite)

ESPÈCE	TRAITEMENT RC	AUTRES TRAITEMENTS	EFFET	RÉFÉRENCE
P. banksiana	application hebdomadaire de $GA_{4/7}$ à l'aube, 200, 400, 600 mg/ℓ	Synchro: 3 blocs — conc. GA: 200 / 400 / 600 1) a) 28 avr. au 6 mai élongation hâtive des rameaux: - / - / - b) 2 au 30 juin élongation tardive rameaux: - / m / m c) 7 juill. au 4 août dével. hâtif bourgeons: m / m / m d) 11 août au 9 sept. dével. tardif bourgeons: - / - / - 2) a) 28 avr. au 30 juin élongation rameaux: - / m / - b) 7 juill. au 9 sept. dével. bourgeons: - / m / mf (meill. résult.) 3) a) 28 avr. au 9 sept. saison croissance: m / mf / mf		Cecich, 1983
P. caribaea	GA_3	photopériode (JL, JC, durée normale - durées non précisées)	aucun effet	Rawal et Agrawal, 1982
P. contorta	appl. topiques de GA_3, $GA_{4/7}$, GA_9 1) 2 fois par sem. juin et juill. (époque d'init. cônes m couverte), directement à l'apex de chacun des 3 rameaux latéraux précédant les pousses terminales	± annélation	1) aucun effet sur m	Pharis et al., 1975

Annexe 8 (suite)

ESPÈCE	TRAITEMENT RC	AUTRES TRAITEMENTS	EFFET	RÉFÉRENCE
	2) GA_3 et (ou) $GA_{4/7}$ comme ci-dessus, sauf durant août et sept. (époque init. cônes f couverte) sur les méristèmes terminaux)		2) f accrues avec GA_3 + $GA_{4/7}$, effet synergique	
P. contorta	pulvérisations foliaires de $GA_{4/7}$ + NAA		f accrues sur pousses qui avaient déjà exprimé leur potentiel de floraison	Wheeler, 1978
P. contorta plantules de 6 ans, greffons	plantules 6 ans: NAA, IAA, $GA_{4/7}$ ± NAA, GA_3, $GA_{4/7}$, GA_3 + $GA_{4/7}$ greffons: $GA_{4/7}$, $GA_{4/7}$ ± NAA (NAA - août et sept.) appl. topiques et pulv. foliaires juin à sept.	annélation engrais NO,	m accrues avec annélation + GA, f accrues avec toutes applications de GA	Wheeler et al., 1980
P. contorta greffons racinés	$GA_{4/7}$ appliquée par un petit trou percé à la base de la plante 8-6, 17-6	photopériode (JC = 10h, JL = 19,5h) (température (°C)) frais 15°C jour, 8°C nuit, chaud 22°C jour, 15°C nuit	m accrues avec T fraîche, JC supérieurs à JL pour f, GA n'a eu aucun effet significatif	Longman, 1982
P. elliottii P. palustris P. taeda	appl. topiques ou pulv. foliaires $GA_{4/7}$, 2 ou 3 traitements bihebd. mai à août		seulement m induites dans les 3 espèces meilleurs traitements: P. elliottii topiques 9-7 à 16-8 ou pulv. foliaires (GA + NAA) 26-7 à 23-8	Hare, 1984

Annexe 8 (suite)

ESPÈCE	TRAITEMENT RC	AUTRES TRAITEMENTS	EFFET	RÉFÉRENCE
			P. taeda pulv. foliaires (GA + NAA) 01-7 à 29-7 P. palustris app. topiques 6 sem.	
P. palustris	$GA_{4/7}$ + NAA app. topiques 1-6 à 10-8	engrais au NH_4NO_3, annélation, culture	GA + NAA, GA + NAA + engrais, et GA + NAA + engrais + annélation ont tous fait augmenter m et f	Hare et al., 1979
P. radiata	GA_3, $GA_{4/7}$, GA_9, ± NAA	différentes concentrations de GA	aucune différence significative, $GA_{4/7}$ + NAA: meilleurs résultats	Sweet et Hong, 1975
P. radiata	$GA_{4/7}$ + NAA app. topiques pendant 6 sem.	engrais à l'urée, annélation	f accrues 36 % (accroissement significatif au niveau 15 %)	Carson et al., 1977
P. radiata	$GA_{4/7}$ ± NA topiques, 2 fois durant différenciation rameaux longs, lorsque BRL reconnaissable, mais non différencié (mi-février)		f accrues	Sweet, 1979
P. radiata	app. topiques de $GA_{4/7}$ 14-2, 19-2 1978 8-2, 13-2, 22-2 1979)	étude de la distribution des produits de photo-assimilation	f accrues	Ross et al., 1984
P. sylvestris greffons à maturité	$GA_{4/7}$, 3 méthodes d'application 1) dans la lanoline, app. dans une entaille longitudinale de 4 à 5 cm sur le tronc, le 12-5	± annélation	CCC: aucun effet mesurable $GA_{4/7}$: m accrues, f non annélation: m et f accrues GA + annélation non synergiques pour m, additives seulement	Chalupka, 1978

Annexe 8 (suite)

ESPÈCE	TRAITEMENT RC	AUTRES TRAITEMENTS	EFFET	RÉFÉRENCE
	2) pulv. foliaire les 6-5, 13-5, 20-5 3) trempage des feuilles les 6-5, 13-5, 20-5 ± trempage et pulvérisation CCC les 18-6, 25-6, 2-7, lanoline 3-7			
P. sylvestris greffons	pulv. foliaire $GA_{4/7}$, GA_3, GA_3 + $GA_{4/7}$, fin mai et juin, milieu et fin juillet, mi-août		effet négatif de GA_3 sur m $GA_{4/7}$: f accrues	Chalupka, 1980
P. sylvestris greffons de 12 ans Picea abies greffons de 6 ans	pulv. foliaires de $GA_{4/7}$ ± NAA, $GA_{4/7}$ + GA_3 tous les 10 à 14 jours du 24-5 au 16-7, 5 fois au total		Pinus tous traitements: m et f accrues, pas de diff. sign. entre les traitements à la GA Picea pas d'augm. sign. de la floraison	Luukkanen et Johansson, 1980a
P. sylvestris	comme ci-dessus, plus GA_3 en 1977 seulement et GA_3 tous les 10 à 20 jours, 5 fois en 1976, 3 fois en 1977		GA_3 et GA_3 sans effet	Luukkanen et Johansson, 1980b
P. sylvestris greffons	pulv. foliaires de $GA_{4/7}$, NAA, $GA_{4/7}$ + NAA les 25-5, 29-5, 7-6, 13-6	± polythène enroulé autour des rameaux	NAA: très légers effets, GA: m accrues, f réduites, aucun synergisme entre GA et polythène, effet additif seulement	Chalupka, 1981

Annexe 8 (suite)

ESPÈCE	TRAITEMENT RC	AUTRES TRAITEMENTS	EFFET	RÉFÉRENCE
P. sylvestris greffons de 9 ans	GA_4, GA_7, $GA_{4/7}$, témoin, pulv. foliaires sur rameaux en élongation les 12-6, 19-6, 26-6, 17-7		f accrues; GA_4 les meilleurs résultats, GA_7 les pires résultats (petit lot d'échantillons, pas d'étude statistique)	Luukkanen, 1981
P. taeda P. elliottii	$GA_{4/7}$, NAA, Éthéphone, CCC, arginine, app. topiques au bout des rameaux, bihebd. du 1-6 au 10-8	annélation, acide itaconique sur bourgeons, pulv. foliaires de sucrose, engrais au NH_4NO_3	GA + NAA + annélation: m accrues le plus, NAA + arginine: m accrues le moins, aucun effet sur f	Hare, 1979
P. taeda greffons à maturité, greffons immatures	greffons à maturité GA_3, GA_5, $GA_{4/7}$, EtOH		greffons à maturité: f accrues avec témoin EtOH, donc, résultats avec GA non significatifs; effet de $GA_{4/7}$ équivalent à celui GA_3 à 500 mg/ℓ	Ross et Greenwood, 1979
	greffons immatures app. topiques de $GA_{4/7}$, GA_3, $GA_{4/7}$ + GA_3, 20-5 à la mi-sept.	± annélation	greffons immatures f accrues avec $GA_{4/7}$, effet de $GA_{4/7}$ supérieur à celui GA_3	
P. taeda	app. topiques, bihebd. de $GA_{4/7}$, mi-juin - fin sept.	stress H_2O dormance hors saison (DHS)	DHS: m et f accrues GA + stress H_2O: f accrues	Greenwood, 1981
P. taeda greffon de 3 ans	GA_4, GA_7, $GA_{4/7}$, GA_3 1) app. topiques sur tige à la base des bourgeons 2) pulv. foliaires 3) IV	stress H_2O du 1-7 au 30-9	app. topiques de GA_4, GA_7 et $GA_{4/7}$: f accrues, meilleure période d'appl.: bihebd. 18-6 à 22-10	Greenwood, 1982
P. taeda	GA_3, $GA_{4/7}$	culture en pots, stress H_2O, annélation, ER	ER: m réduites, culture en pots + $GA_{4/7}$ + H_2O: f accrues, ER: f accrues	Greenwood, 1978b

Annexe 8 (suite)

ESPÈCE	TRAITEMENT RC	AUTRES TRAITEMENTS	EFFET	RÉFÉRENCES
P. thunbergii P. densiflora	$GA_{4/7}$, GA_3, CMC, étroites incisions à la base de rameaux inférieurs de la cime, une appl. entre fin juin et fin juillet		$GA_{4/7}$, GA_3: m des deux espèces accrues et f de P. densiflora accrues, aucun effet sur f de P. thunbergii	Kanekawa et Katsuta, 1982; Katsuta, 1981
Pseudotsuga				
Pseudotsuga menziesii greffons	$GA_{4/7}$, GA_5, GA_9, ± BA, ± TIBA appl. topiques GA appl. topiques BA pulv. foliaires TIBA bihebd. fin mars au début juin, rameaux 2e et 3e vert.	± annélation	$GA_{4/7}$ à 40 mg/rameau plus efficace qu'à 400 mg/rameau pour m; $GA_{4/7}$ à 400 mg/rameau plus efficace pour f; annélation + GA diminuait germination des graines; GA uniquement améliorait germination des graines par 6X, par rapport aux témoins	Ross, 1975
P. menziesii greffons 2 ans, plantules 4 ans	appl. topiques GA_3, GA_5, GA_9, $GA_{4/7}$, NAA début avril à la mi-juin		$GA_{4/7}$: f accrues sur greffons, GA_9 moins efficace, GA_5 et NAA, m accrues sur greffons, mais pas de façon significative	Ross, 1976
P. menziesii greffons 4 ans	$GA_{4/7}$ ± (GA_9, GA_5, BA ou TIBA) incisions dans l'écorce, bihebd. fin mars à fin juin	annélation des rameaux	$GA_{4/7}$ ± (GA_5 ou GA_9): m et f accrues, mais bons résultats sur certains clones qui ont déjà fleuri, l'annélation améliore les résultats	Ross et Pharis, 1976a,b
P. menziesii greffons 2 ans, plantules 4 ans	$GA_{4/7}$ IV	annélation partielle stress H_2O, engrais NH_4 ou NO_3, culture en pots	greffons $GA_{4/7}$: m et f accrues, culture en pots donnait floraison abondante plantules $GA_{4/7}$ + stress H_2O + NO_3: m accrues $GA_{4/7}$ + annélation: f accrues	Ross, 1978

Annexe 8 (suite)

ESPÈCE	TRAITEMENT RC	AUTRES TRAITEMENTS	EFFET	RÉFÉRENCE
P. menziesii greffons plantules	appl. topiques de $GA_{4/7}$, NAA, $GA_{4/7}$ + NAA sur cicatrices laissées par l'enlèvement des aiguilles juste en-dessous des bourgeons, traitement bihebd., milieu-fin avril à mi-juillet	± annélation	aucun effet significatif sur m $GA_{4/7}$ ± NA: f accrues	Puritich et al., 1979
P. menziesii greffons 4 ans plantules 6 ans	greffons $GA_{4/7}$, GA_3, GA_9, incisions dans l'écorce, ± BA ± TIBA par pulv. foliaires	annélation	aucun effet sur m greffons 400 ± g $GA_{4/7}$: plus de cônes femelles et de graines remplies; annélation: réduction des graines remplies	Ross et al., 1980
	plantules GA_3, $GA_{4/7}$, GA_5, GA_9 ± NAA, incisions dans l'écorce, bihebd., milieu-fin mars à fin juin		plantules 400 ± g $GA_{4/7}$: plus de cônes femelles et de graines remplies GA_9 + $GA_{4/7}$: augm. significative par rapport à la $GA_{4/7}$ uniquement	
P. menziesii plantules 6 ans	GA_3, GA_5, GA_9, $GA_{4/7}$, ± NAA, appl. topiques, en surface de l'écorce, 8 traitements, 12-4 à 28-6		m accrues avec $GA_{4/7}$ uniquement et $GA_{4/7}$ + NAA en conc. élevée, f accrues avec $GA_{4/7}$ + GA_9 et $GA_{4/7}$ + NAA en conc. faible	Pharis et al., 1980
P. menziesii greffons	$GA_{4/7}$, ABA, arginine - HCℓ, témoin, extraits bruts de bourgeons d'un arbre ayant une bonne floraison, extraits partiellement purifiés (contenant des auxines, GA_3, ABA, etc.), extraits purifiés de GA - IV		$GA_{4/7}$ pure: m et f accrues, extraits bruts: m accrues	McMullan, 1980

Annexe 8 (suite)

ESPÈCE	TRAITEMENTS RC	AUTRES TRAITEMENTS	EFFET	RÉFÉRENCE
P. menziesii plantules greffons	$GA_{4/7}$ + NAA IV, 10-5 (3 semaines pour l'absorption)	1) bonne irrigation 2) stress H_2O moyen 3) manque d'oxygène (inondation des racines avec eau stagnante) 4) abri de polythène concen ation et synchronisation de la GA	m accrues avec GA + NAA + 2, GA + NAA + 3, GA + NAA + 3 + 4, f accrues avec GA + NAA + 2 + 4	Bonnet-Masimbert, 1982
P. menziesii boutures racinées 2 et 4 ans	boutures racinées diff. conc. $GA_{4/7}$, IV 12 sem. après éclatement des bourgeons en mai		boutures racinées 2 ans 25 et 100 mg/ℓ 100 mg/ℓ a donné plus de f que 25 mg/ℓ, mais conc. peut être sub-optimale 4 ans 50, 100, 200, 400, 800 mg/ℓ 50 mg/ℓ: meilleurs résultats pour f et croissance végétative greffons période 2 a donné le plus de f	Ross, 1983a
greffons à maturité de 5 à 6 ans	greffons diff. époques d'appl. de $GA_{4/7}$: 1) avant gonflement 22-2 à 18-4 2) éclatement et après 18-4 à 27-6 3) après éclatement jusqu'à fin d'élongation du rameau 30-5 à 8-8			
P. menziesii greffons plantules	$GA_{4/7}$ IV, 9 sem. se terminant le 6-6	ER	m induites sur greffons seulement, f induites sur greffons et plantules, ER uniquement a donné meilleurs résultats que GA uniquement, ER + GA sont synergiques	Ross et al., 1985

Annexe 8 (suite)

ESPÈCE	TRAITEMENT RC	AUTRES TRAITEMENTS	EFFET	RÉFÉRENCE
Tsuga				
Tsuga heterophylla plantules 3 ans	pulv. foliaires $GA_{4/7}$ hebd. du 23-5 au 25-6	pots en plastique, serre, engrais aux 2 sem. 1) 5 g $Ca[NO_3]_2$ + stress H_2O 2) 10 g $Ca[NO_3]_2$ + aucun stress T diurne 20, 25, 30°C	1) 20°C m et f accrues peu - ; 25°C m et f accrues peu peu ; 30°C m et f accrues le mieux modérément	Pollard et Portlock, 1981a
T. heterophylla à maturité	pulv. foliaires et IV de $GA_{4/7}$	engrais $Ca[NO_3]_2$ le 26-5	GA + NO_3: m et f accrues NO_3 uniquement: f accrues	Pollard et Portlock, 1981b
T. heterophylla ramets racinés de 7 à 8 ans, plantules de 3 et 6 ans	pulv. foliaires et IV de $GA_{4/7}$	engrais de $Ca[NO_3]_2$, stress H_2O sur plantules de 3 ans	ramets: $GA_{4/7}$: m accrues (6-24X) $GA_{4/7}$ + NO_3: f accrues (100X) plantules de 6 ans f accrues de 47 % plantules de 3 ans m accrues de 7 % f accrues de 30 %	Ross et al., 1981
T. heterophylla plantules de 1 à 5 ans	pulv. foliaires $GA_{4/7}$, hebd. de la mi-juin à fin-juillet	stress H_2O	GA uniquement: floraison maigre GA + stress H_2O: m et f accrues 60 % des plantules de 4 ans ont fleuri	Brix et Portlock, 1982
T. heterophylla plantules, boutures racinées	pulv. foliaires hebd. de $GA_{4/7}$	date et durée: 1) 8-4 au 6-5 2) 8-4 au 3-6 3) 8-4 au 1-7 4) 8-4 au 9-7 5) 6-5 au 3-6	boutures - nombre modéré, très variable de m avec traitement 4 sem. plantules - traitement 12 sem. du début avril ont donné une prod. régulière de m et f	Pollard et Portlock, 1983

Annexe 8 (suite)

ESPÈCE	TRAITEMENT RC	AUTRES TRAITEMENTS	EFFET	RÉFÉRENCE
		6) 3-6 au 1-7 7) 3-6 au 29-7 8) 1-7 au 29-7		
T. heterophylla	pulv. foliaires hebd. de $GA_{4/7}$, 15-5 au 15-6	stress H_2O	GA + stress H_2O: m et f accrues effet synergique pour f, pas pour m; effet significatif pour clones x GA, 2e année. GA: floraison accrue et arbres endommagés	Rottink, 1982
T. heterophylla boutures racinées, plantules de 3 ans	pulv. foliaires $GA_{4/7}$ 2-3 fois/sem. 22-4 au 17-6	engrais $Ca[NO_3]_2$, 10 g chaque 2 sem., photopériode (PP), température (T) plantules 3 ans GA + engrais + PP (13 ou 18 h) + T (20 ou 30°C - constante) 22-4 au 17-6 boutures racinées GA + engrais + T (18 à 32°C) 11-6 au 3-9 + traitement post-induction 1-10 au 1-12: + PP (0 ou 8 h) raccourcie + T (5,6 ou 11,5°C)	plantules 3 ans PP 18 h: induction de m PP 13 h: induction de f plus de m et f à 30°C qu'à 20°C boutures racinées nuit à la survie des strobiles PP 0 h + 11,1°C nuisent à la survie des strobiles	Pollard et Portlock, 1984
		Cuppressacées et Taxodiacées		
Cryptomeria	pulv. foliaires GA_3, 12-6 14-7, 1-8		Mâles +	Femelles +	Kato et al., 1959

Annexe 8 (suite)

ESPÈCE	TRAITEMENT RC	AUTRES TRAITEMENTS	EFFET	RÉFÉRENCE
T. plicata	pulv. foliaires bihebd. GA_3	photopériode	(JL-JC-JL) + GA_3: f accrues	Pharis et al., 1969
T. plicata	pulv. foliaires GA_3	photopériode 16 h 8 h	GA_3 100 ppm + 16 h: m accrues GA_3 500 ppm + 8 h: f accrues	Pharis et Morf, 1970
T. plicata	pulv. foliaires GA_3 2 fois/sem. pendant 34 sem.	16 sem. JL chauds, 7 sem. JC frais, 11 sem. JL chauds	m et f accrues	Owens et Pharis, 1971
T. plicata	GA_3 IV	annélation	aucun effet sur m, GA_3, GA_3 + annélation, annélation: f accrues	Coutts et Bowen, 1973
T. plicata	GA_3, IAA, TAA, KI, ABA, BAP, éthrel ajoutés à un milieu nutritif	photopériode (JC), culture in vitro de tissu méristématique de pousses végétatives	m accrues, mais culture prolongée donne strobiles mûrs en apparence, mais dont le tissu sporogène est avorté ou dont le dével. est interrompu à la méiose. Pas de f	Coleman et Thorpe, 1978
T. plicata plantules boutures racinées de 3 ans	pulv. foliaires 3 périodes de 2, 4 et 8 sem. avec dates médianes des traitements les 9-7 et 6-8 appl. bihebd. et hebd. sur rameaux avec aérosol		f formées avec tous les traitements GA_3, début juillet au début août: meilleurs résultats pour initiation f, mais traitement devrait être prolongé jusqu'à la mi-août pour assurer développement normal des cônes. Traitement 4 sem. du début juin au début juillet a donné la meilleure forme	Ross, 1983b

Annexe 8 (suite)

ESPÈCE	TRAITEMENT RC	AUTRES TRAITEMENTS	EFFET	RÉFÉRENCE
Cryptomeria japonica	pulv. foliaires GA_9 ou $GA_{4/7}$, 3 fois	12 combinaisons jours-T de 3 jours (20, 25 et 30°C) et de 4 nuits (15, 20, 25 et 30°C)	le plus de m: jour 30°C, nuit 25°C le plus de f: jour 25°C, nuit 15°C	Nagao, 1983b
Cupressus arizonica	pulv. foliaires GA_9 à partir de 55 jours d'âge		init. m en 23 à 25 jours après pulv., concentration requise varie selon l'âge de la plantule	Pharis et al., 1965; Owens et Pharis, 1967
			Mâles / Femelles	
Cupressus pygmaea	pulv. foliaires GA_9 et (ou) $GA_{4/7}$		+ / +	Pharis et Morf, 1967
C. arizonica	idem		+ / +	
C. lustanica	idem		+ / +	
C. funebris	idem		aucune réaction jusqu'à 100 jours	
C. arizonica	pulv. foliaires GA_9, 2 fois/sem.		2000 mg/ℓ mi-toxique, nombre de strobiles produits dépend du temps écoulé entre la 1re pulv. et le dernier jour long. Pulv. 1 sem. après dernier jour long a donné abondantes m (10 fois plus de méristèmes latéraux produits avec éclairements JC)	Pharis et al., 1970
C. arizonica Chamaecyparis lawsoniana	pulv. foliaires GA_9 ± éthrel, BA, NAA ou CCC	photopériode (JL-JC-JL)	GA_9: m et f accrues, effet amplifié par l'éthrel	Bonnet-Masimbert, 1971
C. nootkatensis	pulv. foliaires GA_9	JL naturels (18 h) JC (8 h)	m et f accrues, max. m et f avec JL + 4 à 5 sem. GA	Owens et Moder, 1977f

Annexe 8 (suite)

ESPÈCE	TRAITEMENT RC	AUTRES TRAITEMENTS	EFFET	RÉFÉRENCE
C. nootkatensis plantules, boutures racinées de 3 ans	pulv. foliaires hebd. GA_3, périodes de 2, 4 et 8 sem., le milieu des traitements étant le 9-7 ou le 6-8		traitements appliqués trop tard, seulement les premières appl. commencées le 11-6 ont donné f accrues	Ross, 1983b
Cupressus arizonica plantules	GA_{24} injectée dans petits rameaux des plantules de 1 à 2 ans		floraison accrue, concentrations faibles: aucun effet	Pharis et al., 1969
C. arizonica	pulv. foliaires GA_3 3 fois/ sem. pendant 3 mois ensuite 2 fois/sem.		lésions de l'app. végétatif m et f formées durant le 7e mois à partir de la graine	Fraser, 1969
Sequoia sempervirens S. gigantea	appl. topiques GA_3, $GA_{4/7}$, GA_1, sur tige principale	photopériode 8, 12 ou 16 h	floraison à ≤ 1 an nécessite 1500 µg GA pour S. gigantea, 1000 µg GA pour S. sempervirens avec photopériode efficace de 8 et 16 h	Pharis et Morf, 1969
Thuja occidentalis	pulv. foliaires GA_3 3 fois/sem. pendant 3 mois, ensuite 2 fois/sem.		croissance apicale ralentie chez les jeunes plantules, croissance apicale accélérée chez les plantules 25 cm de hauteur, m et f formées dans le 7e mois à partir de la graine	Fraser, 1969
T. occidentalis	pulv. foliaires GA_3	photopériode prolongée	f accrues	Fraser, 1970
T. plicata	pulv. foliaires GA_3	± photopériode (JL-JC-JL)	Mâles + Femelles + (floraison m avec JL-JC-JL, mais avortement avant la maturité)	Pharis et Morf, 1967

Annexe 8 (suite)

ESPÈCE	TRAITEMENT RC	AUTRES TRAITEMENTS	EFFET	RÉFÉRENCE
			Mâles Femelles	
Cupressus lawsoniana	idem		+ +	
C. sempervirens	idem		+ +	
Thuja standishii	idem		aucun +	
Thujopsis dolabrata	idem		+ aucun	
Juniperus communis	idem		+ aucun	
			autres espèces testées: aucun résultat	
			Mâles Femelles	
Cryptomeria japonica	pulv. foliaires GA$_3$		+ meilleur +	Fukuhara, 1961
Metasequoia glyptostrobides	idem		+ +	
Taxodium distichum	idem		+ +	
Autres Taxodiacées et Cupressacées	idem idem		peu d'effet toutes ont montré des effets sauf Chamaecyparis obtusa et C. pisifera - aucune diff. quant à la germination du pollen et des graines produits par les C. japonica et C. lawsoniana traités et non traités	
Cryptomeria japonica 15 ans	pulv. foliaires GA$_3$, NAA, IAA, 2,4-D	engrais à l'urée, pincement des pousses	changement de sexe (m à f) avec GA + pincement, effet amplifié par autres traitements	Hashizume, 1961
Cryptomeria japonica Chamaecyparis obtusa	pulv. foliaires GA$_3$, éthrel		GA: f accrues, effet amplifié par éthrel, inhibition de l'effet de la GA sur élongation tige principale	Hashizume, 1975